

Lorena Madrigal Díaz
Rolando González-José
Editores







Introducción a la

Antropología Biológica



1-2016

Introducción a la Antropología Biológica

Lorena Madrigal
University of South Florida

Rolando González-José
CONICET

INTRODUCCIÓN A LA ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA.

Un libro publicado bajo los auspicios de la Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica (ALAB).

Editado por:

Lorena Madrigal Díaz y

Rolando González-José

ISBN 978-987-33-9562-8

Fecha de publicación: Enero, 2016.

La manera correcta de citar éste libro es:

Madrigal, L. y González-José R. (2016) Introducción a la Antropología Biológica. Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica. 678 pags. ISBN: 978-987-33-9562-8.





Índice

Página

Cuarta Unidad. El estudio de los humanos contemporáneos.

PRÓLOGO.
UN EXPERIMENTO EN SOLIDARIDAD Y COOPERACIÓN

Profesores y estudiantes de antropología biológica han tenido que sufrir por décadas el problema de la falta de un buen libro básico de texto en español. Algunos hemos usado libros anticuados, escribiendo a los lados que las fechas son diferentes, o que la capacidad craneal de tal o cual homínido es diferente a la escrita. Otros hemos tratado de utilizar libros de texto escritos en otro idioma, lo que crea una obvia desventaja para los estudiantes que no leen dicho idioma, además del costo alto de comprar un libro publicado en el exterior.

Los compiladores de éste libro electrónico han tratado de remediar éste problema, proponiéndole a la Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica (ALAB) que auspicie nuestros esfuerzos de coordinar la edición de un libro que cubra la antropología biológica en sus diversos temas, escrito en español por expertos en dichos campos, y que se ponga a disposición de los estudiantes sin ningún costo.

Los capítulos que forman parte de éste volumen fueron ideados en parte por nosotros, y en parte por la membresía de la ALAB. Algunos colegas nos indicaron que les parecía que deberíamos de incluir un capítulo acerca de un tema que no habíamos considerado inicialmente, y así lo hemos hecho. Solicitamos resúmenes de capítulos de quienes estuvieran interesados en escribirlos, y escogimos los que nos parecían más acertados. Los capítulos fueron evaluados por dos expertos en el tema, para asegurarnos de que el material estaba correctamente presentado y al día, con el resultado de que algunos capítulos fueron rechazados por los evaluadores, otros aceptados con cambios mayores, y otros con cambios menores.

Éste libro ha sido el resultado de la colaboración y esfuerzo de muchas personas: los autores, los evaluadores y los compiladores. Nadie, ni siquiera la ALAB se va a beneficiar financieramente de éste proyecto. Por lo tanto, nosotros vemos éste primer esfuerzo, aún si sufre de defectos y lagunas, como un primer paso importante hacia la democratización del conocimiento, donde el libro de texto no se publica con fin de lucro sino para el beneficio de los estudiantes latinoamericanos.

Los autores tomaron la responsabilidad de asegurarse que las figuras y fotografías no violaron ninguna ley de derechos de autor. De igual manera, los autores son responsables de la veracidad de la lista de fuentes bibliográficas y del contenido de los capítulos.

Los compiladores instamos a la ALAB para que forme un comité editorial cada dos años, para que evalúe estos capítulos y determine cuáles deben de ser escritos de nuevo, y para que agregue los necesarios

para llenar los baches presentes en el volumen. Idealmente, debería de haber una edición nueva cada tres años, de tal manera que el estudiante Latinoamericano tenga acceso a material que esté al día.

Nosotros les agradecemos infinitamente a los autores y evaluadores, que brindaron su tiempo y esfuerzo para lograr que la próxima generación tenga acceso a mejor material del que tuvimos nosotros. Además le agradecemos mucho el apoyo que nos dio Víctor Acuña durante las fases iniciales del proyecto. Por último, les pedimos paciencia a los lectores por cualquier problema de formato, puesto que toda la edición y preparación la hicimos nosotros dos. Lamentablemente, nuestros doctorados en antropología no nos prepararon para la edición y formatación de libros.

En solidaridad,

Lorena Madrigal

Rolando González-José
CENPAT-CONICET
Argentina

Lorena Madrigal
University of South Florida
Estados Unidos

INTRODUCCIÓN. LA ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA.

ROLANDO GONZALEZ-JOSÉ[1] LORENA MADRIGAL DÍAZ[2]

[1]Instituto Patgónico de Ciencias Sociales y Humans, Centro Nacional Patagónico'. CONICET. rolando@cenpat-conicet.gob.ar
[2]Department of Anthropology. University of South Florida. Madrigal@usf.edu.

La **antropología** suele ser difícil de definir puesto que está difícilmente colocada entre las ciencias sociales y las naturales y porque se practica de manera diferente de país a país. Nosotros definimos **la antropología como el estudio de la variación y evolución bio-cultural de la humanidad.** Dependiendo de la corriente antropológica a la que se sume una institución, un departamento de antropología puede incluir antropólogos sociales o culturales, lingüistas, arqueólogos y físicos o biológicos. En la mayor parte de Europa, los antropólogos biológicos son parte de los departamentos de biología, mientras que en los Estados Unidos, son parte de los departamentos de antropología. En Latinoamérica, dado que hemos recibido influencias Europeas y Estadounidenses, vemos ambas situaciones. Puesto que es importante conocer nuestra historia, les hemos pedido a los "Padres Fundadores" de la ALAB que nos describan cómo empezó la asociación que une a los antropólogos biológicos latinoamericanos y españoles.

Acá **definimos la antropología biológica como el estudio de la evolución y variabilidad biológica de los humanos en el presente y en el pasado**. Esta definición es muy amplia, y por ello puede incorporar todos los temas que incluimos en éste volumen, desde fósiles a la demografía.

Históricamente, el término antropología física se usó más temprano, sobre todo antes de 1950. A partir de la década de los 1950, la antropología física incorporó la teoría evolutiva como su marco de referencia teórico, y pasó de ser una ciencia descriptiva a ser una ciencia en la que las hipótesis se someten a rigurosas pruebas. Es entonces que el término antropología biológica se comenzó a usar más ampliamente. Dada la importancia de la teoría evolutiva en la antropología biológica, **la primera unidad del libro** enfatiza tanto la genética como la teoría evolutiva.

La antropología biológica tiene mucho en común con otras disciplinas como la biología humana, la demografía, la paleontología, y hasta la medicina. Tal vez la mejor manera de explicar qué es lo que nos separa de éstas otras disciplinas es la manera en la que los antropólogos biológicos enfocamos nuestras investigaciones puesto que, sea lo que sea el tema de investigación, nosotros lo vemos desde puntos de

vista **evolutivos, trans-culturales y bioculturales.** Por lo tanto, aún si estamos estudiando algo tan clínico como, por ejemplo, el parto, lo vemos desde éstos tres puntos de vista: 1. Evolutivo: ¿Cuál es el papel de la pelvis en la locomoción y en el parto? ¿Cuándo en nuestra historia evolutiva los humanos empezamos a caminar de manera bípeda, así afectando la pelvis? ¿Cómo paren los primates no humanos? 2. Trans-cultural: ¿De qué manera las familias y los asistentes médicos ayudan a las madres que están pariendo en culturas alrededor del mundo? ¿Es posible que la manera de parir típica de la biomedicina no sea la mejor para la mujer? 3. Biocultural: ¿Cómo es que el estrés de estar pariendo en un hospital afecta el éxito del parto para mujeres que están aisladas de su familia? ¿Podríamos mejorar la salud de madre y bebé incorporando prácticas culturales de la mujer que está pariendo? En otras palabras, los antropólogos biológicos estudian un hecho biológico como una enfermedad o un gen, incorporando información acerca del pasado evolutivo de dicha enfermedad o gen, incorporando información acerca de la manifestación biológica de la enfermedad o gen en diferentes culturas-ecosistemas, y estudiando cómo la enfermedad o gen afecta la cultura donde se manifiesta, y cómo la cultura afecta la enfermedad o gen.

Este enfoque (evolutivo, trans-cultural y biocultural) es obvio en los capítulos que siguen. La **segunda unidad** del libro se enfoca en los estudios de primates humanos y no humanos. La **primatología** es una parte muy activa de la antropología biológica, importante desde puntos de vista como la salud (por ejemplo, ¿adónde duermen todos los bebés primates? ¿En cunas aparte de sus madres y en otro cuarto, o a la par-encima de ellas? ¿Existe alguna otra especie además de los humanos en la que las madres decidan que no van a amamantar a sus bebés?), la investigación del origen del lenguaje (¿Pueden los chimpancés transmitir sus pensamientos?), y hasta la conservación del ambiente (¿Cómo reaccionan los monos a la presencia de humanos en zonas de desarrollo turístico? ¿Cuál es la mejor manera de proteger a las poblaciones de monos de los humanos, y a los humanos de los monos?).

El hecho de que la antropología biológica sea una ciencia evolutiva es obvio en la **tercera unidad** del libro, que se enfoca en el estudio de la **paleo-antropología**. La paleo-antropología es tal vez el área más trans-disciplinaria de la antropología biológica. En un grupo de trabajo paleo-antropológico se encuentran arqueólogos, geólogos, palinólogos, expertos en anatomía humana y primate, etc. El material de estas investigaciones se analiza no solamente en el laboratorio de anatomía, sino también en laboratorios químicos y físicos, adonde se determina la edad del material estudiado. Lamentablemente no incluimos un capítulo acerca de técnicas de datación y excavación, por lo que el estudiante va a tener que buscar dicha información en otra fuente. Debido a la rapidez con que cambia la paleo-antropología y al creciente registro de fósiles, decidimos dividir la sección en varios capítulos, para que los autores pudieran discutir el tema ampliamente.

La antropología biológica también estudia muchos aspectos de la epidemiología, la salud pública y la demografía humana. La **cuarta unidad** del libro incluye capítulos que, por medio de éstas disciplinas, nos permiten entender la variabilidad biológica humana. Es en ésta área de la antropología biológica que muchos de nuestros colegas se encuentran trabajando fuera de la academia, y más bien en ministerios de salud, en agencias gubernamentales y no gubernamentales, en diseño de proyectos de desarrollo, etc. Dichos antropólogos biológicos se pueden llamar **antropólogos aplicados,** dado que están aplicando conocimientos como la evolución y la variabilidad en el cuerpo humano en trabajos de relevancia inmediata, como es el caso con la **antropología forense y nutricional.** En varios capítulos de ésta unidad, los autores llaman a los antropólogos para que traten de incorporase a éste tipo de instituciones, un llamado que nosotros apoyamos. Los antropólogos biológicos están particularmente bien entrenados para diseñar un programa de asistencia nutricional en una comunidad de escasos recursos, puesto que tenemos conocimientos de la evolución nutricional de la especie, de la variedad de dietas en diferentes culturas, y del valor cultural e ideológico de la comida.

En suma, la antropología biológica tiene intereses muy diversos, que se asemejan a intereses de otras disciplinas. Lo que nos hace diferentes es nuestra amplia visión, que ve a *Homo sapiens* como el producto de la evolución más apasionante, aquella que incorpora la cultura como un rasgo sin igual, y que se ha adaptado de manera bio-cultural a muy diversos ambientes y paisajes.

CAPÍTULO 1. EL DESARROLLO DE LA ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA EN AMÉRICA LATINA Y LA FUNDACIÓN DE LA ALAB.

FRANCISCO M. SALZANO[1] Y FRANCISCO ROTHHAMMER[2]

[1] Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. E-mail: francisco.salzano@ufrgs.br
[2] Universidad de Chile y Centro de Investigaciones del Hombre en el Desierto, Arica, Chile. E-mail: frothham@med.uchile.cl

1. ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA EN AMÉRICA LATINA

El comienzo de las investigaciones en Antropología Biológica en nuestro continente se remonta a la historia de esta disciplina en el resto del mundo. Comas (1966) atribuye a A.J.F. Blumenbach (1753-1840) el primer uso de la palabra antropología, en el sentido de la antropología física (biológica), en la tercera edición de su libro *De humani generis nativa varietate,* publicado en 1795. Poco tiempo después, antropólogos de diferentes nacionalidades comenzaron a publicar trabajos científicos referentes a poblaciones latinoamericanas. Estando conscientes de los riesgos que corremos al proporcionar nombres de personalidades científicas y países donde pensamos que se iniciaron las primeras investigaciones bioantropológicas relevantes, pedimos disculpas por posibles errores de omisión en que pudiésemos haber incurrido (Tabla 1). A continuación revisamos brevemente algunos de los primeros estudios realizados en América Latina y su posterior desarrollo.

2. ARGENTINA

Los estudios paleoantropológicos desarrollados entre 1874 y 1876 por F. Moreno en cráneos humanos y artefactos arqueológicos de la Patagonia y los Valles Calchaquíes han sido mencionados por Carnese et al. (1997) entre los primeros que se desarrollaron en Argentina durante el período 1860 a 1920. Entre 1921 y 1960 merece sin duda mención la figura paradigmática de José Imbelloni (1885-1967). Posteriormente, (1961-presente) se realizaron estudios de polimorfismos genéticos, rasgos morfológicos y medidas craneanas que fueron liderados por numerosos investigadores entre los cuales se destacan Francisco R. Carnese, Héctor M. Pucciarelli, José Alberto Cocilovo y más recientemente Nestor Bianchi.

TABLA 1: Aspectos seleccionados de la historia de la Antropología Biológica en siete naciones latinoamericanas

País	Estudios más tempranos	Periodos principales de desarrollo	Referencia
Argentina	F. Moreno, 1874-1876	(a) 1860-1920; (b) 1921-1960; y (c) 1961-presente	1,2
Brasil	P.W. Lund, 1835-1844	(a) 1835-1933; (b) 1934-1955; (c) 1956-1997; y (d) 1998-presente	3
Chile	J.T. Medina, 1882	(a) 1882-1954; (b) 1955-1972; (c) 1973-1981; y (d) 1982-presente	4
Cuba	F. Poey, 1850	(a) Anterior a 1868; (b) 1868-1902; (c) 1903-1958; y (d) 1959-presente	5
México	F.L. de Gómara, J. de Acosta, siglo 16	(a) Anterior a 1867; (b) 1867-1929; (c) 1930-1959; y (d) 1960-presente	6, 7
Uruguay	J.H. Figueira, 1892, 1900	(a) Anterior a 1900; (b) 1901-1975; (c) 1976-1990; y (d) 1991-presente	8
Venezuela	J. Gumilla, 1745	(a) 1745-1899; (b) 1900-1953; (c) 1954-1987; y (d) 1988-presente	9-11

Referencias: 1. Carnese y Cocilovo (1993); 2. Carnese et al. (1997); 3. Salzano (2013); 4. Rothhammer y Aspillaga (1997); 5. Weinker (1997); 6. López Alonso et al. (1993); 7. Serrano y Villanueva (1997); los periodos indicados en la referencia anterior difieren un poco de los presentados en la Tabla; 8. Sans (1997); 9. Díaz Ungría (1993); 10. Díaz Ungría et al. (1993); 11. Castro de Guerra (1997).

3. BRASIL

El descubrimiento y análisis de los cráneos de Lagoa Santa por Peter W. Lund entre 1835 y 1844 puede ser considerada una de las primeras investigaciones importantes realizadas en Brasil durante el período 1835-1933. Otra figura clave de este período fue Fritz Müller (1822-1897) un alemán que emigró a Brasil y desarrolló una carrera científica increíblemente productiva, la mayor parte fuera de las instituciones oficiales. La fundación de la Universidad de São Paulo en 1934 marcó un hito en la ciencia brasileña como consecuencia del fuerte énfasis en investigación científica que la caracterizó desde un comienzo. Entre 1934 y 1955, los grupos sanguíneos y la anemia falciforme fueron utilizados como marcadores de la variabilidad poblacional, mientras que otras investigaciones se concentraban en el crecimiento y desarrollo físico, la estructura de población y la epidemiología genética. Figuras señeras de este período fueron F. Ottensooser (1891-1974), Ernani M. da Silva (1914-1948), PC Junqueira (1916-2010), N. Freire-Maia (1918-2002) y O.

Frota-Pessoa (1917-2010). La electroforesis de proteínas fue desarrollada a principios del periodo 1956-1997 y se transformó en una poderosa herramienta para las investigaciones intra e inter-poblacionales. Un programa amplio de estudios fue desarrollado por F. M. Salzano y colegas en Porto Alegre; Salzano, después de trabajar en evolución utilizando como organismo experimental a *Drosophila* realizó un postgrado en la Universidad de Michigan con James V.Neel, considerado en esos años el científico especialista en genética humana más destacado a nivel internacional. Durante los últimos años W.A. Neves se ha destacado planteando novedosas hipótesis sobre el poblamiento de América basadas en estudios craneométricos. Paralelamente, la caracterización directa de ADN ha sido empleada por varios grupos de investigación en América del Sur incluyendo Brasil (Salzano, 2013) y ha permitido poner a prueba modelos basados en rasgos morfológicos y morfoscópicos.

4. CHILE

Quizás la primera publicación antropológica chilena importante "Los Aborígenes de Chile" se debe a José Toribio Medina (1852-1930) y apareció en 1882. La fundación en 1912 del Museo de Etnología y Antropología Chilena en Santiago por el eminente arqueólogo alemán Max Uhle (1856-1944), que es considerado padre de la arqueología andina, constituyó un adelanto significativo. Posteriormente el Gobierno Chileno contrató al sacerdote alemán Martin Gusinde (1886-1969) que realizó aportes significativos al estudio de las poblaciones originarias que habitaban el extremo austral, y la Universidad de Concepción contrató en Alemania al antropólogo K. Henckel (1899-1984), quién describió la existencia de una gradiente sero-antropológica para el sistema ABO asociada al porcentaje de mezcla indígena en Chile. El segundo período de desarrollo disciplinario estuvo marcado por las contribuciones de J. Munizaga en el Centro de Estudios Antropológicos a partir de 1954 y, fundamentalmente, a partir de 1955 y hasta 1972 por un grupo de investigadores vinculados a la Facultad de Medicina de la Universidad de Chile entre los que destacan Alexander Lipschutz, Ricardo Cruz-Coke, Ronald Nagel y Pablo Rubinstein. El regreso de F. Rothhammer a Chile, en 1972, después de una estadía de postgrado de tres años en las Universidades de Michigan y Texas, llevó al desarrollo del Programa Multinacional de Genética y Salud de Poblaciones Andinas, coordinado por él y William J. Schull (de la Universidad de Texas, Houston, EE.UU.) entre 1971 y 1990. Con base en este proyecto, a partir de 1982 se desarrolló un activo programa de investigación en genética y evolución humana y una estrecha colaboración con numerosos colegas de América del Sur, que dura hasta el presente.

5. CUBA

La historia de la antropología física cubana se puede dividir en cuatro períodos (ver Tabla 1). Domina el primer período la figura de Felipe Poey (1799-1891), quién estudió cráneos prehistóricos y fue muy influyente durante la última mitad de la década de 1800. Luego Poey y Luis Montané (1849-1936) desarrollaron importantes estudios en restos prehistóricos durante lo que podría denominarse un segundo período de desarrollo de la disciplina. Durante el tercer período (1903-1958) corresponde mencionar a Frederick S. Hulse (1906-1990) un antropólogo físico norteamericano y al cubano Manuel Rivero de la Calle (1926-2001). El cuarto período refleja a partir de 1959 los profundos cambios políticos que ocurrieron después del triunfo de la revolución socialista. Cabe mencionar especialmente la realización de una encuesta nacional de crecimiento de los niños cubanos en colaboración con James M. Tanner (1920-2010) del Reino Unido, las investigaciones en antropología biomédica realizados por Antonio Martínez y las investigaciones en genética de poblaciones efectuadas por Pedro Hidalgo.

6. MÉXICO

Definitivamente, los primeros en realizar observaciones de corte bioantropológico en México fueron Francisco López de Gómara (1510-1560) y José de Acosta (1539-1600). Durante el segundo período (1867-1929) debemos mencionar a Théodore Hamy (1842-1908), cuya obra "Anthropologie du Mexique", publicada en 1884, fue un importante aporte temprano al conocimiento de las poblaciones originarias mexicanas. También cabe mencionar a Nicolás León (1859-1929) que publicó extensamente en diferentes áreas temáticas fuera de la antropología biológica, como la etnología, la lingüística, la arqueología y la medicina. Durante un extenso lapso (1930-1959; 1960-presente) la figura dominante fue Juan Comas (1900-1979), un científico clave en el desarrollo de la antropología biológica mexicana tanto por sus publicaciones científicas como por su papel en la creación de instituciones científicas dedicadas a esta área del conocimiento. Entre los investigadores de este período que continúan aportando sus conocimientos al desarrollo actual de la disciplina debemos mencionar a Santiago Genovés, Carlos Serrano y Luis A. Vargas en el ámbito de las investigaciones morfológicas y a Rubén Lisker en genética de poblaciones.

7. URUGUAY

Con anterioridad a 1900 cabe mencionar a José H. Figueira (1860-1946), que estudió las características físicas del material esquelético uruguayo, como atestiguan publicaciones fechadas entre 1892 y 1900. Después (1901-1975), el francés Paul Rivet (1876-1958) analizó en 1930 restos de charrúas depositados en París y miembros de la Escuela de Humanidades y Ciencias de la Universidad de la

República, en Montevideo trabajaron con dermatoglifos y otros rasgos morfológicos. Durante el período actual se destaca Mónica Sans, quien comenzando a trabajar como arqueóloga, obtuvo posteriormente un doctorado en genética y está realizando relevantes investigaciones genético-poblacionales.

8. VENEZUELA

El libro de Joseph Gumilla Español (m. 1750), "El Orinoco Ilustrado", con observaciones sobre los aborígenes venezolanos, puede considerarse como el inicio de las investigaciones en antropología física en Venezuela. Otra figura clave es Gaspar Marcano (1850-1910) que realizó investigaciones en craneometría y osteometría. Una fuente importante para la realización de investigaciones al comienzo del siglo XX fue la compilación de publicaciones de antropología física venezolana que realizó T. López Ramírez en 1946. El Departamento de Sociología y Antropología de la Universidad Central de Venezuela fue creado en 1953 y en los años siguientes el descubrimiento del factor sanguíneo Diego abrió nuevas perspectivas para el estudio de grupos sanguíneos, proteínas séricas y sistema mayor de histocompatibilidad en Venezuela. Los nombres de Miguel Layrisse (1918-2002), Zulay Layrisse y Tulio Arends (1918-1990) están asociados a estas importantes investigaciones. Otro nombre destacable fue Adelaida Díaz Ungría (1913-2003). A partir de la década de 1980, Dinorah Castro de Guerra, en el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, puso en marcha un importante proyecto de genética (genómica) de poblaciones venezolanas que continúa hasta el presente; y Adelaida Struck desarrolló estudios en aspectos diversos de la Antropología Biológica.

9. LA ASOCIACIÓN LATINOAMERICANA DE ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA (ALAB)

Durante la década de los años ochenta la bioantropología había alcanzado un desarrollo que justificaba la existencia de una sociedad científica que tuviera por misión consolidar los logros obtenidos. Fue así como nació la ALAB en forma espontánea, no como resultado de algún convenio interinstitucional firmado por funcionarios universitarios o pertenecientes a instituciones gubernamentales relacionadas con el desarrollo científico, sino más bien como un acuerdo entre bioantropólogos amigos, con intereses científicos comunes . Pensamos que de alguna manera esa forma de nacer incidió favorablemente en su funcionamiento inicial. En efecto, al comienzo la ALAB, si bien era básicamente un club de amigos, se compartían criterios importantes relacionados con la forma como hacer ciencia bioantropológica. Desde luego todos estábamos en desacuerdo con el vetusto enfoque tipológico, que en los años ochenta todavía deambulaba como fantasma en muchos laboratorios de antropología física de Latinoamérica. También estábamos conscientes de la falta de conocimientos de estadística y sobre todo de genética de muchos antropólogos físicos, que se limitaban a aceptar la invitación de arqueólogos, en su mayoría autodidactas,

a redactar un anexo que agregaban a sus trabajos, pero que rara vez era tomado en cuenta. Éramos unos pocos los fundadores de la ALAB, pero habíamos tenido la oportunidad de recibir una buena formación en los mejores centros de Latinoamérica y los Estados Unidos. Por cierto había entre nosotros genetistas de poblaciones y bioantropólogos con sólidos conocimientos de genética, biología humana y estadística. Algunos nos habíamos conocido en el extranjero durante nuestros estudios de postgrado, otros en reuniones científicas y visitas a centros de investigación. Comenzamos a juntarnos organizando memorables reuniones periódicas en Argentina, Brasil y Chile, para luego sin mayor pompa dar inicio oficial a las actividades de la ALAB durante una reunión efectuada en Santiago en el Instituto Chileno Norteamericano de Cultura (1988). Después de la reunión se eligió a la primera Junta Directiva y luego se decidió organizar el primer congreso en Montevideo, Uruguay.

El resto es historia. La Tabla 2 enumera los Congresos y las sucesivas Juntas Directivas de ALAB. Han transcurrido veinticinco años desde que la primera Junta Directiva inició sus funciones en 1989 y el 13º Congreso se llevará a cabo mientras escribimos este texto. La Tabla 3 resume los lugares donde se celebraron los congresos de ALAB, así como los integrantes de las Juntas Directivas. Como se indica allí, los 13 congresos fueron organizados en ocho países, tres en América Central y cinco en América del Sur. Aproximadamente la mitad de los miembros de las Juntas Directivas de la ALAB procedían de Brasil, Chile, Argentina y Colombia, mientras que los restantes eran profesionales de otros países. Fueron cubiertos durante los congresos numerosos aspectos de la antropología biológica, proporcionando amplias oportunidades para la interacción entre los investigadores experimentados y jóvenes. El resultado fue una importante contribución al desarrollo de esta área disciplinaria en América Latina. Las Figuras 1 a 3 ilustran eventos importantes relacionados con los inicios de la ALAB y científicos que tuvieron activa participaron en ellos.

TABLA 2: Lista de los Congresos y Juntas Directivas de la Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica (ALAB), 1989-presente

---

I Congreso, Montevideo, Uruguay (Octubre, 1990)
Junta Directiva, 1989-1990
Presidente: Francisco Rothhammer (Chile)
Vice-Presidente: José A. Cocilovo (Argentina)
Secretario: Mónica Sans (Uruguay)
Tesorero: Sidia M. Callegari-Jacques (Brasil)
Suplente: Francisco R. Carnese (Argentina)

II Congreso, Villa de Leyva, Colombia (Septiembre, 1992)
Junta Directiva, 1990-1992
Presidente: Francisco M. Salzano (Brasil)
Vice-Presidente: Sonia Guillen (Peru)
Secretario: Jaime Bernal (Colombia)
Tesorero: Mario Castro (Chile)

III Congreso, Rio de Janeiro, Brasil (Octubre, 1994)
Junta Directiva, 1992-1994
Presidente: José A. Cocilovo (Argentina)
Vice-Presidente: Jaime Bernal (Colombia)
Secretario: Carlos E.A. Coimbra Jr. (Brasil)
Tesorero: Genoveva Keyeux (Colombia)

IV Congreso, Buenos Aires, Argentina (Septiembre, 1996)
Junta Directiva, 1994-1996
Presidente: Walter A. Neves (Brasil)
Vice-Presidente: Ramiro Barrantes (Costa Rica)
Secretario: Francisco R. Carnese (Argentina)
Tesorero: Héctor M. Pucciarelli (Argentina)

V Congreso, La Habana, Cuba (Octubre, 1998)
Junta Directiva, 1996-1998
Presidente: Francisco R. Carnese (Argentina)
Vice-Presidente: Carlos Serrano (Mexico)
Secretario: Antonio Martínez (Cuba)
Tesorero: Pedro Hidalgo (Cuba)

VI Congreso, Piriapolis, Uruguay (Octubre, 2000)
Junta Directiva, 1998-2000
Presidente: Antonio Martínez (Cuba)
Vice-Presidente: Héctor M. Pucciarelli (Argentina)
Secretario: Mónica Sans (Uruguay)
Tesorero: Isabel Barreto (Uruguay)

VII Congreso, México, DF, México (Octubre, 2002)
Junta Directiva, 2000-2002
Presidente: Mónica Sans (Uruguay)
Vice-Presidente: Adelaida Struck (Venezuela)
Secretario: Carlos Serrano (Mexico)
Tesorero: María Magalí Civera (Mexico)

TABLA 2: (continuación).

VIII Congreso, Caracas, Venezuela (Octubre, 2004)
Junta Directiva, 2002-2004
Presidente: Carlos Serrano (Mexico)
Vice-Presidente: Silvia Quevedo (Chile)
Secretario: Adelaida Struck (Venezuela)
Tesorero: Dinorah Castro-de-Guerra (Venezuela)
IX Congreso, Ouro Preto, Brazil (Octubre, 2006)
Junta Directiva, 2004-2006
Presidente: Adelaida Struck (Venezuela)
Vice-Presidente: Héctor M. Pucciarelli (Argentina)
Secretario: Fabricio Rodrigues dos Santos (Brasil)
Tesorero: Maria Cátira Bortolini (Brasil)
X Congreso, La Plata, Argentina (Octubre, 2008)
Junta Directiva, 2006-2008
Presidente: Francisco R. Carnese (Argentina)
Vice-Presidente: Fabricio Rodrigues dos Santos (Brasil)
Secretario: Héctor M. Pucciarelli (Argentina)
Tesorero: Evelia Edith Oyhenart (Argentina)
XI Congreso, Bogotá, Colombia (Octubre, 2010)
Junta Directiva, 2008-2010
Presidente: Evelia Edith Oyhenart (Argentina)
Vice-Presidente: Dinorah Castro-de-Guerra (Venezuela)
Secretario: José V. Rodríguez (Colombia)
Tesorero: Clemencia Vargas (Colombia)
XII Congreso, San José, Costa Rica (Noviembre, 2012)
Junta Directiva, 2010-2012
Presidente: Dinorah Castro-de-Guerra (Venezuela)
Vice-Presidente: José V. Rodríguez (Colombia)
Secretario: Ramiro Barrantes (Costa Rica)
Tesorero: Bernal Morera (Costa Rica)
XIII Congreso, Santiago, Chile (Octubre, 2014)
Junta Directiva, 2012-2014
Presidente: Ramiro Barrantes (Costa Rica)
Vice-Presidente: Maria Cátira Bortolini (Brasil)
Secretario: Maurício Moraga (Chile)
Tesorero: Sergio Flores (Chile)

Fuente: Salzano (2013).

10. ALGUNAS REFLEXIONES Y UNA VALORACIÓN CRÍTICA.

Al escribir estas líneas no podemos dejar de abrir un paréntesis y comparar a la ALAB de aquellos tiempos con la forma como se desarrolla el quehacer científico en la actualidad. Si bien este paréntesis podría ser interpretado como recuerdo nostálgico de un pasado idealizado, al enfatizar lo del club de amigos queremos hacer notar la diferencia valórica existente con respecto a los congresos actuales y al quehacer

científico general. Sin dejar de reconocer aspectos positivos, el mundo globalizado ha tenido como consecuencia que muchos científicos se vean cada vez más expuestos a la competencia despiadada y desleal de colegas exageradamente voraces, que pone seriamente en riesgo el mayor atractivo de hacer ciencia que es disfrutar tranquilamente de la indagación y el descubrimiento de nuevas verdades transitorias, compartirlas con los amigos interesados y divulgarlas para conocimiento de las próximas generaciones de científicos y conciudadanos. Recordemos que la ciencia, una de las actividades motoras del desarrollo cultural de la humanidad, registra un comienzo sorprendentemente reciente y debe ser celosamente protegida. Muchos piensan hoy en día que hacer ciencia implica publicar mucho, tener muchos proyectos, asistir a muchos congresos y estar a cargo de muchos tesistas. ¿Será realmente así o nos estamos transformando en autómatas que funcionan de acuerdo a los dictámenes de burócratas cuya misión es implementar algún novedoso modelo económico que se encuentra en fase experimental? ¿No será que precisamente el apuro por terminar trabajos y cumplir plazos para entregar informes muchas veces inservibles, que son revisados críticamente por funcionarios que ignoran cómo se hace ciencia, está produciendo un efecto contrario al deseado, que tiene más bien que ver con potenciar esta actividad?



Figura 1. Fotografía de algunos de los participantes del primer Congreso de ALAB. De izquierda a derecha, F.R. Carnese (Argentina), F. Rothhammer (Chile), M. Sans (Uruguay), S.M. Callegari-Jacques (Brasil), F.M. Salzano (Brasil) y J.A. Cocilovo (Argentina).

Tabla 3: Información resumida de las localidades donde ocurrieron los congresos de ALAB y la composición de sus Juntas Directivas por nación.

Naciones	Locales de los Congresos	No. de miembros, Juntas Directivas
Argentina	Buenos Aires, La Plata	4
Brasil	Rio de Janeiro, Ouro Preto	6
Chile	Santiago	5
Colombia	Villa de Leiva, Bogotá	4
Costa Rica	San José	2
Cuba	La Habana	2
Mexico	Mexico City	2
Peru	-	1
Uruguay	Montevideo, Piriapolis	2
Venezuela	Caracas	2

Fuente: Salzano (2013).



Figura 2. Algunos de los investigadores mencionados en el texto que participaran en un Coloquio realizado en 1990 en la Universidad Autónoma de México, en el cual se ha evaluado la Antropología Latinoamericana. De izquierda a derecha, C. Serrano (México), F.M. Salzano (Brasil), J.A. Cocilovo (Argentina), A.G. de Díaz Ungría (Venezuela), M. Rivero de la Calle (Cuba) y A.J. Martínez (Cuba).

11. Conclusiones

La historia de la antropología biológica en América Latina y el desarrollo de ALAB indican que el área se está desarrollando en consonancia con las tendencias regionales y mundiales. El presente de nuestra disciplina se encuentra bastante bien documentado en los capítulos de este libro y permite aventurarnos a predecir un futuro auspicioso a pesar de las sorpresas que la historia de los países de nuestro continente nos suele deparar. Pero somos optimistas; el exponencial desarrollo de los medios de comunicación, que se inició hace 560 años con la invención de la imprenta por Johannes Gutenberg (c.1398-1468), han hecho posible la organización de redes globalizadas de investigadores disminuyendo sustancialmente la brecha de oportunidades para realizar investigación científica entre los países a nivel mundial. Un buen ejemplo en nuestra región es la reciente organización del Consorcio para el análisis de la diversidad genética y evolución de Latino América (CANDELA) integrado por científicos de Argentina, Brasil, Chile, Colombia, México y Perú y liderado por Andrés Ruiz-Linares.



Figura 3. Junta Directiva del **I** Congreso de ALAB, con algunas de las personas identificadas en la Figura 1.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Carnese FR, Goicoechea AS, Cocilovo JA. 1997. Argentina. In: Spencer F (ed) History of Physical Anthropology, Vol 1, Garland, New York, pp 207-213.

Carnese FR, Cocilovo JA. 1993. Situación de la Antropología Biológica em Argentina. In: Arizpe L, Serrano C (eds) Balance de la Antropología en América Latina y el Caribe. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Investigaciones Antropológicas, Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias, México, DF, México, pp 163-197.

Castro de Guerra D. 1997. Venezuela. In: Spencer F (ed) History of Physical Anthropology, Vol 2, Garland, New York, pp 1087-1091.

Comas J. 1966. Manual de Antropología Física. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Investigaciones Antropológicas, México, DF, México.

Díaz-Ungría AG. 1993. Historia de la Antropología Física en Venezuela. In: Arizpe L, Serrano C (eds) Balance de la Antropología en América Latina y Caribe. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Investigaciones Antropológicas, Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias, México, DF, México, pp 141-147.

Díaz-Ungría AG, Castillo HL, Arechabaleta G, Oyalbis J, Struck A. 1993. Balance y perspectivas de la Antropología Biológica en Venezuela. In: Arizpe L, Serrano C (eds) Balance de la Antropología en América Latina y Caribe. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Investigaciones Antropológicas, Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias, México, DF, México, pp 147-155.

López Alonso S, Serrano Sánchez C, Lagunas Rodríguez Z. 1993. Bosquejo histórico de la Antropología Física en México. In: Arizpe L, Serrano C (eds) Balance de la Antropología en América Latina y Caribe. Universidad Autónoma de México, Instituto de Investigaciones Antropológicas, Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias, México, DF, México, pp 113-131.

Rothhammer F, Aspillaga E. 1997. Chile. In: Spencer F (ed) History of Physical Anthropology, Vol 1, Garland, New York, pp 271-273.

Salzano FM. 2013. Biological Anthropology in Brazil. The last two decades. Intern J Anthropol 28:135-148.

Sans M. 1997. Uruguay. In: Spencer F (ed) History of Physical Anthropology, Vol 2, Garland, New York, pp 1081-1083.

Serrano C, Villanueva M. 1997. Mexico. In: Spencer F (ed) History of Physical Anthropology, Vol 2, Garland, New York, pp 652-655.

Weinker CW. 1997. Cuba. In: Spencer F (ed) History of Physical Anthropology, Vol 1, Garland, New York, pp 301-305.

CAPÍTULO 2. LA EVOLUCIÓN DE LA TEORÍA EVOLUTIVA (PRIMERA PARTE).

SONIA COLANTONIO[1], JUAN MANUEL BAJO[2], BÁRBARA ARIAS TOLEDO[3]

[1]Universidad Nacional de Córdoba. scolanto@efn.uncor.edu
[2]Universidad Nacional de Córdoba. juanmabajo@gmail.com.ar
[3]Universidad Nacional de Córdoba. barbaraarias@gmail.com

1. INTRODUCCIÓN.

Llamamos *evolución biológica* al proceso que produjo, a través del tiempo y desde un ancestro común, la diversidad de seres vivos del planeta. Pero la evolución no implica sólo los ancestros de los organismos que sobrevivieron durante mucho tiempo ni los que dieron lugar a las formas vivientes actualmente conocidas. El incontable número de organismos, poblaciones y especies extintas también fueron parte de ella desde que dejaron descendencia que sobrevivió hasta reproducirse, con iguales o diferentes características. El término "evolución" se refiere a los "cambios" que fueron transmitidos de una generación a la siguiente (en términos de Darwin, *descendencia con modificación*), comprendiendo todos los que tuvieron lugar a nivel morfológico (los más conocidos) como también los cambios fisiológicos, comportamentales, bioquímicos, genéticos, moleculares y hasta ecosistémicos ya que, en palabras de Eldredge (1986) "la vida existe, en cualquier momento, organizada en sistemas ecológicos".

De esta manera, deseamos introducir el tema sin los preconceptos calificativos de la evolución (adaptativa, gradual, beneficiosa, progresista, etc.), así como también prescindir, en lo posible, de las obras sobre "la historia de las teorías evolutivas" que transmitieron lo que "unos dijeron sobre otros" para dedicarnos, al menos para las primeras proposiciones científicas que nos han llegado tergiversadas, al análisis de las fuentes originales.

La realidad de la evolución ya no se discute. La evolución es un hecho y una teoría (Gould, 1981), pero también es un proceso (Gregory, 2008). Lo que desde hace algunos años sí está en discusión son los mecanismos predominantes como conductores del proceso, el peso de cada uno según el nivel de actuación (molecular, fenotípico, macroevolutivo, etc.) y el momento del desarrollo ontogenético en que actúan, el tipo de transmisión de los rasgos y la influencia interactiva con lo que, bajo distintas concepciones, se denomina "ambiente".

El objetivo es intentar explicar, en pocas líneas, cómo aparecen, desaparecen y se transforman las distintas concepciones, mostrando conceptos relevantes u otros aspectos catalogados luego como “erróneos” (o malinterpretados), que bien pueden haber prefigurado aquellos con los cuales nos manejamos hoy a la luz de los avances científicos actuales. Para ello es indispensable transcribir algunas sentencias de las fuentes originales y destacar (consignando en letra cursiva) los conceptos importantes que van apareciendo en el transcurso de la historia. Nos restringiremos, por razones de organización del presente libro, desde los enfoques científicos del siglo XVIII y sus principales exponentes hasta el momento de aparición de la más popular de las corrientes de pensamiento sobre evolución, denominada **teoría sintética**, **neodarwinista**, o **teoría seleccionista** de la evolución. Simultáneamente, el texto se extenderá en aquellas ideas que son menos (o mal) conocidas, restando espacio (por razones de extensión del capítulo) a las que han tenido mayor divulgación y aceptación por parte de quienes escribieron la historia de la evolución.

2. Fines del siglo XVIII y primera mitad del XIX: luchas contra el fijismo, creacionismo y catastrofismo.

Los tiempos finales del siglo XVIII, producto del Iluminismo y de fuertes cambios sociales e ideológicos, se caracterizaron por una oposición constante de los defensores de la transformación de los seres vivos contra las concepciones reinantes hasta entonces, como el *fijismo*. Además de la creencia en un Dios creador y en una corta edad de la Tierra (6000 años), el fijismo sustentaba la idea de que las formas fósiles y actuales aparecían por sucesivas creaciones. Para explicar su desaparición recurrían a una serie de catástrofes que eliminarían gran parte de las especies, idea defendida por **George Cuvier** (1769-1832) a inicios del XIX. Sin embargo, su predecesor **Georges L. Leclerc Conde de Buffon** (1707-1788), que ya había elevado la historia natural a la categoría de *ciencia* y fue uno de los pocos apoyos que tuvo Lamarck, creía en el *cambio* de los organismos, aunque lo explicaba mediante la actuación directa del ambiente (como muchos otros) y otorgaba a la Tierra mucha mayor antigüedad. Al respecto **James Hutton** (1795), sostuvo que los procesos geológicos actuales tal como los vemos son los mismos que originaron todas las características terrestres, concepto que se denominó “uniformismo” y que luego fue más conocido a partir de la obra de **Charles Lyell** (1797-1875). Lyell sostenía que la historia de la Tierra era inmensa y no seguía ninguna dirección, no habiendo casi diferencias con la historia de la vida, con períodos de aparición y extinción de especies que tenían relación con el movimiento de los continentes y los grandes cambios en el clima. La consideración de estas relaciones ya había sido anticipada por **C. Linneo** (1707-1778), quien

además desarrolló un sistema *jerárquico* de clasificación natural, postulando claramente la *realidad* de las especies.

El siglo se cierra con un líder intelectual (poeta, físico, naturalista, botánico, filósofo), más conocido por ser abuelo de un nieto famoso: **Erasmus Darwin** (1731-1802). El discutió la idea de cómo la vida evolucionó desde un *ancestro común*, cómo la *competición* y la *selección* sexual producía cambios en las especies y propuso en su Zoonomia (Darwin, 1794-96) que los animales de sangre caliente se originaron de un filamento nuevo que fue *adquiriendo* distintas partes *respondiendo a estímulos ambientales* que se *heredaban* por generaciones*"* (más que el abuelo de Charles ¡podría llamarse un amigo de Lamarck!).

Es decir, con la excepción de Cuvier, se vislumbra el proceso de cambio de los organismos en consonancia con los cambios geológicos, su organización en una jerarquía, la competencia, la primera discusión acerca de la realidad de las especies y la consideración de las relaciones entre los organismos y de éstos con el medio. Pero la idea de un "creador" continúa todavía inamovible a pesar de los restantes avances, dada la poderosa influencia de la Iglesia sobre el desarrollo de la ciencia, sustentada además en la ausencia de explicaciones sobre las variaciones y su origen.

3. SIGLO XIX: EL TRANSFORMISMO EN CRECIMIENTO Y LA CONSTRUCCIÓN DE LAS PRIMERAS TEORÍAS CIENTÍFICAS ACERCA DE LA EVOLUCIÓN.

En 1802 **W. Paley** publicó "Natural Theology", título que preanuncia su idea de que la naturaleza de Dios puede ser entendida con referencia a *su creación*, que es el mundo natural, y lo ejemplifica comparándolo con un reloj, claramente dirigido a un *propósito* (¿tal vez pensaba en términos de lo que Darwin llamaría adaptación?), cuya complejidad sólo puede entenderse pensando en un Creador. Tratándose de los organismos vivientes, sostuvo que solamente un diseñador inteligente puede idear algo complejo en "tal grado que excede todos los cálculos". Dedica gran parte de su estudio al diseño y sentido de la *correlación y la integración* de las partes de los organismos y, aunque sin usar los términos de "estructura" ni "sistema", ejemplifica con numerosos sistemas biológicos o aún ecológicos. Ve la correlación entre las partes de un animal, de ellas con las de otro de la especie y que su constitución y propiedades tienen importante y *estrecha relación con la naturaleza que los rodea.* Como puede deducirse, no sólo vio al organismo como un sistema sino que lo incluyó en algo que hoy podríamos denominar un "ecosistema". Un enfoque similar pero más estructuralista apareció con **L. Agassiz** (1859) quien sienta las bases de la taxonomía, la cual dice es "la más elevada de las ciencias en base a que las especies encarnan ideas en la mente de Dios, y los organismos reales son *configuraciones transitorias* que representan esa idea". Para él, las *relaciones*

taxonómicas entre especies revelan la *estructura* del pensamiento de Dios traducida al lenguaje humano, que *la descubre*. Con transitorio se refería a su extinción abrupta a través de catástrofes y su reemplazo con nuevas creaciones.

Desafortunadamente, aunque aparecen con estos dos científicos nuevos e importantísimos conceptos acerca de las relaciones intra-organismo, inter-organismos y ecosistémicas, ello se desdibuja en la historia a causa de la idea del Creador, que representaba en ese momento una vuelta atrás en el tiempo, pensando que los helenistas de la Antigua Grecia como Anaximandro, Empédocles y Epicuro ya hablaban de evolución o cambio biológico.

Pero el mayor retroceso lo produjo Cuvier, quien continuó haciendo valer su hegemonía y sus ideas reaccionarias fijistas, al punto de camuflar con ese manto algunas de sus conjeturas "de avanzada" como el tratamiento de la *homología* como similitud por descendencia (o Bäuplane). Justificó la imposibilidad de la transformación o evolución por la tan estrecha *correlación funcional* entre las partes, que cualquier pequeño cambio significaba reestructuración total de la organización del individuo como *sistema* en sí mismo, que concurrían para un propósito definido por reacción recíproca (Cuvier, 1818). Su soberbia científica, causante del enfrentamiento con Geoffroy de Saint-Hilaire sobre si el concepto de *organización* era funcional o estructural (Caponi, 2006), no permitió vislumbrar sus aportes a la teoría evolutiva, así como su serio intento de borrar de la historia a quien fue el primero en construir un verdadero *corpus teórico* sobre la evolución de los seres vivos: Lamarck.

Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829), como se conoce por su nombre acortado, no puede catalogarse de desconocido, pero sí con toda seguridad de "mal conocido". Y con ello se alude a los comentarios sobre su obra plasmados en muchos libros de texto sobre Evolución. Su "Filosofía Zoológica" (1809) es un libro que vale la pena leer y releer, a la luz de los conocimientos actuales en materia de retrovirus, herencia horizontal, epigénesis, transposones, etc.

Conocemos a Lamarck tanto por lo que dijo "presuntamente" erróneo, aunque ésto fue compartido por figuras destacadas por la historia (como Darwin), así como por lo que nunca dijo. El devenir histórico es también una evolución actuada por la selección y por el azar (o podríamos agregar "contingencias"en el sentido de Stephen Gould (1989). En este caso la figura de Lamarck fue seleccionada "en contra" de la de Cuvier, quien además lo atacaba directamente y silenciaba sus trabajos. Pero tambien, hubo otro factor que casi lo proscribió: su supuestamente equivocada *herencia de los caracteres adquiridos* y el concepto *de uso y desuso* de las partes. Para ser fieles y mostrar su coherencia, la única opción posible es transcribir algunas de sus frases al respecto.

Con respecto al cambio y la adquisición de los caracteres escribió: *"Las circunstancias influyen sobre la forma y la organización de los animales"… "Ciertamente, si se tomasen estas expresiones al pie de la letra, se me atribuiría un error, porque cualesquiera que puedan ser las circunstancias, no opera directamente sobre la forma y la organización de los animales ninguna modificación. Pero grandes cambios en las circunstancias producen en los animales grandes cambios en sus necesidades, y tales cambios en ellas los producen necesariamente en las acciones. Luego, si las nuevas necesidades llegan a ser constantes o muy durables, los animales adquieren nuevos hábitos que son durables como las necesidades que los han hecho nacer"* (Lamarck, 1809, p.167). Como puede comprobarse, él mismo previno la interpretación errónea que luego le fue atribuida como postulado. En ese sentido, debemos entender que el cambio en las condiciones crea necesidades que producen nuevos hábitos, que se mantienen durante mucho a condición de que las circunstancias no cambien y así producirían un cambio en la forma. Más adelante aclara que ello sucede si se ha extendido a muchas generaciones llegando a ser constante para una raza de animales (por lo tanto, cabe destacar que no lo centró exclusivamente en el individuo), y luego sostiene que si el cambio sucede en "estado de desarrollo" y si afectó a "los dos sexos" entonces es transmitido a la descendencia. Así aclarado, se interpreta que estaría hablando de poblaciones (no de individuo), de rasgos transmitidos por ambos progenitores y mucho tiempo de estabilidad para que el rasgo se difunda. También sostiene que si finalmente se produce otro cambio ambiental los individuos deben acomodarse de nuevo, produciendo una nueva "configuración". Su mención constante de la "organización", "configuración", "inter-relaciones" nos da una clara idea de su visión (*sistemas*). Lamarck hace referencia a un rasgo relacional del ser vivo: su organización y su forma y no a un carácter o parte considerada separadamente (Lahitte et al., 1991).

Esa idea se manifiesta asimismo cuando habla de la especie como "colección de individuos semejantes, que la generación perpetúa en el mismo estado, en tanto que las circunstancias de su situación no cambian bastante para hacer variar sus hábitos, su carácter y su forma" (*op. cit.* pág. 65). Es claro entonces que Lamarck vio al cambio dirigido a mantener la adaptación, por cuanto debía aparecer primero la necesidad de la función para luego construir la forma. Ahora bien, si se deja de lado el concepto de *herencia mendeliana* (sobre el que sus críticos se han basado, a pesar de ser desconocida en época de Lamarck), ¿cuál ha sido el error de Lamarck que las generaciones siguientes transformaron en "casi pecado"? ¿Podría criticársele que no tuviera en cuenta la genética y, más aún, tampoco lo que posteriormente se denominó "barrera wiesmanniana" (la cual postulaba una única dirección de la información, de genotipo a fenotipo o del plasma germinal al soma)? ¿En qué se equivocó al plantear la influencia del ambiente sobre la expresión del carácter en las futuras generaciones de individuos que lo

experimentaron? La dirección única "genotipo a fenotipo" ya fue revisada por C. Waddington (1957) cuando planteó la posibilidad de que situaciones producidas por factores de estrés específicos durante el período de desarrollo generaran cambios en el material genético que son atemperadas por un sistema "*epigenético*" conservativo. Más aún, ¿cuánto podemos desacreditar a Lamarck si sus frases fueran incluidas en el contexto de trabajos actuales sobre epigénesis? El sostenía que *"la organización de la vida de un cuerpo viviente sólo es posible si conserva sus conexiones con el medio, es decir, con sus circunstancias de vida"* (Lamarck, 1809). Precisamente, su Capítulo II lleva como título "Importancia de la consideración de las conexiones". Y en estas conexiones también entraron los humanos, de cuyas capacidades habla extensamente, pero con preguntas sorprendentes tales como si la postura erecta sería "completamente natural", citando además que el más perfeccionado de los animales, comparado con el hombre, es el "orangután de Angola" (simia troglodites, Linn.). Ahora sabemos que se trata del chimpancé!.

A través de todo lo expuesto se puede ver claramente que nunca afirmó que el ambiente externo cambiaba directamente la forma, ya que sostuvo que un organismo no está "frente" a un medio sino conectado con él y que el conjunto de sus conexiones con el medio son sus "circunstancias". ¿Acaso no resultan familiares estos conceptos a los que surgieron con posterioridad, tales como "nicho" de un organismo o el organismo como sistema?. La ciencia se debe (y le debe) una reconsideración de la crítica a la herencia de los caracteres adquiridos a la luz de los conocimientos actuales.

De igual manera sucede con la idea de uso y desuso de los órganos (también aceptada por Darwin) tal como la hemos entendido y transmitido (fuera de contexto) en las obra de Lamarck, quien la expresó como sigue: 1) "En todo animal *que no ha traspasado el término de su desarrollo* el empleo más frecuente y sostenido de un órgano cualquiera fortifica poco a poco ese órgano, lo desarrolla, lo agranda y le da una potencia proporcionada a la duración de su empleo, mientras que el defecto constante del uso del órgano lo debilita sensiblemente, lo deteriora , disminuye progresivamente sus facultades y hasta lo hace desaparecer". Hasta este punto, y sin llegar a la desaparición del órgano, ¿estuvo tan equivocado? Lamarck nunca dijo que esto sucediera en los organismos adultos ya desarrollados, sino en los que no han traspasado el estado de desarrollo. Estas ideas, tan criticadas, ¿no deberían ser revisadas a la luz del corpus de conocimientos conocido como "evo-devo"?. Específicamente con respecto al uso y desuso, autores de gran actualidad (Lamb y Jablonka, 2014) sugieren que ello puede ser descripto en los nuevos términos de la "ley de plasticidad biológica", mediante la cual el nuevo rasgo no es el resultado de la selección en el pasado. Según dichas autoras, Lamarck vio ajustes en el organismo y por razones obvias -como la falta de información en su época- no pudo diferenciar entre diferentes estrategias de plasticidad, algunas de las cuales son de gran

interés actual; 2) lo que llama la "segunda ley" (Lamarck, 1809, p. 175) acerca de que "todo lo que la naturaleza ha hecho adquirir o perder a *los individuos* por influencia de *las circunstancias* en que *su raza* se ha encontrado expuesta *durante largo tiempo* y, por consecuencia, por la influencia predominante de tal órgano, o por el defecto constante en el uso de tal parte, ella *lo conserva* por la generación en los nuevos individuos que de ella provienen, con tal que los cambios adquiridos *sean comunes a los dos sexos o a quienes han producido esos nuevos individuos".* Se conoce hoy que, en términos de herencia mendeliana, en la reproducción sexual tales cambios podrían o no incorporarse en las células germinales para transmitirse a la progenie. En la reproducción asexual (e incluso algunas plantas y hongos que incorporan células somáticas a la línea germinal) es posible que cambios ocurridos en los padres por presión ambiental sean transmitidos a sus hijos. Los distintos mecanismos de herencia durante el desarrollo, como por ejemplo variaciones epigenéticas, implican hoy a distintas disciplinas biológicas, incluyendo epigenética médica, epigenómica conductual y coevolución cognitiva-sociocultural (Jablonka and Lamb, 1995, 2013). Asimismo, el origen de organelas de la célula eucariota a partir de bacterias simbiontes o "Teoría de la Endosimbiosis Seriada" de Margulis (1970) no puede menos que recordarnos a Lamarck.

Finalmente, respecto al "uso de la parte", puede verificarse que no alude a un solo individuo sino que los cita en plural y lo reafirma con "su raza". Tampoco habla de la vida de un individuo sino que remarca que *su raza* estuvo sometida durante *mucho tiempo* a las *circunstancias* (inter-relaciones) durante el cual la parte se conserva en las sucesivas generaciones si no cambian las circunstancias. Y aquí es inevitable relacionar lo anterior con una corriente de pensamiento evolutivo posterior (los Equilibrios Puntuados, que se verá en el capítulo siguiente) que sostiene que luego de un cambio las especies tiene una larga estasis evolutiva, es decir, se mantienen sin variación (Eldredge, 1983).

Y se llega así al renombrado ejemplo de la jirafa, que según creemos estiraba el cuello para llegar a las hojas y sus descendientes nacían con cuellos largos. Este ejemplo, usado siempre para explicar (y denostar) su teoría, ocupa en la Filosofía Zoológica sólo un párrafo, en el cual además recalca sobre el hábito *sostenido después de mucho tiempo en todos los individuos de su raza*.

Finalmente, la última gran crítica acerca de la idea de la tendencia al "progreso" en la evolución. Sin embargo, esa tendencia no es para Lamarck una perfecta ortogénesis, como también le ha sido adjudicado. Ello queda explícito cuando dice: *"Será, en efecto, evidente que el estado en que vemos a todos los animales es, por una parte, el producto de una composición creciente de la organización que tiende a formar una gradación regular* (concepto retomado por Darwin) y, por otro, que es la de las influencias de una multitud de circunstancias muy diferentes que tienden continuamente a destruir la regularidad en la gradación de la

composición creciente de la organización" (Lamarck, 1809, pág. 107). Es más que gráfico que pensaba por un lado en una línea principal básica que, (además de usar como método de enseñar y aprender "las partes del arte" en las ciencias naturales) tendía a una complejidad creciente y, por el otro, en desviaciones que se apartaban y llevaban a la adaptación. Lo que faltó, según Gould (2002), fue sólo una explicación consistente en la que Lamarck uniera ambas fuerzas. Inclusive el mismo Gould (1999) aclara que en su libro posterior "Histoire naturelle des animaux sans vertèbres" (Lamarck, 1815-1822) anuncia su conversión al proceso de ramificación, en contradicción con su antiguo modelo lineal, diciendo que la naturaleza no ha ejecutado una serie única y simple (lo que se asemejaría significativamente al "árbol de la vida" de Darwin) y posteriormente aclara que la influencia de las circunstancias, que da las ramificaciones taxonómicas, dirige los caminos de la evolución. Ello significó reconocer sin prejuicios su anterior error lógico lo que, en palabras de Gould (1999) hace considerarlo como "one of the finest intellects in the history of biology". Leyendo su "Filosofía Zoológica" puede comprobarse que fue el primero en proponer una teoría consistente y completa de la evolución y según Corsi (1988) (citado en Gould, 2002) "la primera gran síntesis evolucionista de la biología moderna".

Gran parte de sus ideas fueron compartidas por **Étienne Geoffroy St. Hilaire** (1833), que postuló el poder del *mundo exterior* en la alteración de la forma de los cuerpos, alteraciones que eran heredadas; si resultaban injuriosas los animales perecían y los reemplazaba otra forma diferente que se adaptaba al nuevo ambiente. Pero además pensaba que toda la organización de los vertebrados podía ser referida a *un tipo uniforme* que se descubría a través de las relaciones entre ellos, lo que fue luego definido por **R. Owen** (1843) como *homología*.

Coincidentemente, en el preciso año de publicación de la Filosofía Zoológica nace la figura que iluminó la segunda mitad del siglo XIX y que aún en nuestros días es casi el sinónimo del término *evolución*: **Charles Darwin** (1809-1882), quien produjo importantes cambios en el pensamiento evolutivo. Tuvo el gran mérito de recopilar un sinnúmero de observaciones y pruebas acerca del hecho evolutivo extraídas de sus experiencias y de otras disciplinas y autores por cuanto, a partir de su obra, la evolución (en su caso por *selección natural*) pasó a ser un hecho irrefutable. Es además reconocido por la correspondencia masiva con el entorno científico demandando siempre explicaciones posibles a los hechos por él mostrados (Harvey, 2009).

Con el objeto de evitar la "típica contraposición" con las ideas de Lamarck común en los libros de texto y que el lector por sí sólo pueda deducir las semejanzas, comenzaremos el análisis con dos párrafos del Capítulo 5 del "Origen de las Especies" (Darwin, 1859): *"El cambio de condiciones motiva generalmente una variabilidad que sólo merece ser llamada fluctuante, pero algunas veces causa efectos directos y*

definidos, que con el tiempo pueden llegar a presentarse muy marcados, aunque no tengamos pruebas suficientes sobre este punto… El hábito de producir peculiaridades constitucionales, el uso en fortificarlas, y la falta de uso en debilitar y disminuir los órganos, parecen en muchos casos haber sido causas potentes para producir semejantes efectos”...“cuando una especie con algún órgano extraordinariamente desarrollado se ha convertido en antecesor de muchos descendientes modificados, lo cual, en nuestra opinión, necesita ser un procedimiento muy lento que requiere un gran intervalo de tiempo, la selección natural ha conseguido dar carácter fijo al órgano”. Si extraemos el término que significó su gran aporte (selección natural), ¿podemos contraponer tanto ambos autores?

Darwin comienza “El origen de las especies” hablando sobre la *variación***,** elemento fundamental para su teoría, intentando explicar sus causas. Debe recordarse que el nacimiento de la genética y de la herencia mendeliana fue posterior a él, por cuanto casi no contaba con pruebas para explicarlas y, como Lamarck, debió recurrir al cambio en el entorno y la exposición a él de los seres orgánicos durante generaciones para que aparezca la variación y continúe durante muchas generaciones, aunque más adelante sostiene que el entorno tiene una *“importancia relativa en comparación con la naturaleza del organismo”*. Supuso que la variación debe ser atribuida a los elementos reproductivos del macho y de la hembra que habrían influido previamente a la concepción. Y aclara más en el Cap. 5 sobre las leyes de la variación, donde él mismo a veces habla de la “chance” (existe toda una discusión sobre el sentido que le dio; ver Eble, 1999), pero que considera una expresión incorrecta que ejemplifica la ignorancia de la causa que, cualquiera sea, resulta en que “…la constante *acumulación de diferencias provechosas* ha sido el origen de todas las *modificaciones importantes en la estructura según los hábitos* propios de cada especie” (Darwin, 1859, p. 66). Si aquí obviamos la última parte en cursiva (que sin duda recuerda a las ideas de Lamarck) aparece uno de los principales conceptos que Darwin usa como preludio del fenómeno de la adaptación: las diferencias provechosas. Con respecto a la herencia de los caracteres, postuló la *teoría de la pangénesis*, según la cual todas las células del organismo enviaban pequeñas partículas (gémulas) por los fluidos hacia los órganos sexuales, que se transmitían y reproducían el cuerpo en la progenie (Darwin, 1868). Esto fue mostrado como uno de sus errores; sin embargo, a la luz del actual conocimiento sobre ácidos nucleicos circulantes y priones tal “error” merece una nueva revisión (Liu, 2008). También previó lo que luego se llamó “herencia blanda”, por la cual los hijos eran intermedios de los padres.

Pero no debe ignorarse que Darwin también habló de otro tipo de variación (y de su significado evolutivo) que parece anticipar las ideas surgidas en los ´60 como oposición a los seleccionistas a ultranza: la teoría neutralista. Darwin sostuvo que las variaciones que no son útiles ni perjudiciales no son

afectadas por la selección natural y que permanecen como elemento fluctuante o se fijan, de acuerdo a la naturaleza del organismo y las condiciones externas. Y agrega en el Capítulo 7 que como esos caracteres no influyen sobre el bienestar de la especie no están sometidos a selección; pero encontramos allí una sentencia sorpresiva: *"Así llegamos a un resultado extraño… que los caracteres de poca importancia vital para las especies son los más importantes para el sistematizador"* ¡!!! (Darwin, 1859, p.79). ¿Es que presintió una evolución molecular muchas veces independiente del fenotipo?

Se ocupó asimismo de la *especie*, aclarando que utiliza el término arbitrariamente (al igual que Lamarck no creía en su existencia real) y por conveniencia como conjunto de individuos semejantes, lo que induce a pensar que tenía una concepción que muchos años después fue llamada "nominalista" respecto a la existencia o no de la especie. Esto surgió fundamentalmente cuando se situó ante las especies que llamó "dudosas", en las cuales se encontraban dos o más formas diferentes sin que hubiese entre ellas una variante intermedia producida por un cambio gradual entre variedades, subespecies y especie, postulando que las diferencias de un grado a otro son el resultado de la naturaleza del organismo y largo tiempo de exposición a una diferente condición ambiental pero que, en cuanto a los caracteres importantes para la adaptación, pueden atribuirse a la acción acumulativa de la selección natural y a los resultados del creciente uso y desuso del órgano.

En el Capítulo 1, donde se extiende ampliamente sobre la variación en estado doméstico, ya observaba que las especies domésticas que son devueltas al estado salvaje *retornan* siempre y gradualmente *al tipo original* (recordarlo cuando se mencione a F. Galton), y sostuvo firmemente la naturaleza hereditaria de todos los caracteres, aunque finalmente aclara que no es posible concluir nada importante de las variedades domésticas respecto a las especies.

También como otros que lo precedieron vio claramente al organismo desde el punto de vista sistémico, a lo que llamó "variación correlativa" durante el crecimiento y desarrollo, sobre lo cual la selección natural actuaría en bloque (Cap.5) acumulando las variaciones beneficiosas. Con respecto al gran mecanismo explicativo de la evolución, la selección natural, a veces también él ha sido malinterpretado cuando se refirió al "*más fuerte*" y a la "*lucha por la existencia*" (advirtiendo él mismo que usa esta última expresión en sentido amplio y metafórico), cuando en realidad su idea no difería sustancialmente del concepto actual. Tomó como elemento clave la variación existente entre los individuos de una especie, y sostuvo que la evolución es producto de tasas diferenciales de supervivencia y reproducción de las distintas variantes, cuyas frecuencias relativas varían a través del tiempo.Teniendo en mente la idea de que de los muchos individuos que nacen sólo sobreviven unos pocos y que no hay

correspondencia con la progresión de los recursos (idea que todos sabemos tomó de **T. Malthus** (1798)), deriva que el "principio por el cual toda ligera variación, si es útil, se conserva (aunque más adelante en el libro agrega la destrucción de las que son perjudiciales) lo he denominado yo con el término de selección natural" (Darwin, 1859, p.32), en especial refiriéndose a la selección efectuada por el hombre, que según él actuaba con extrema lentitud, pero sostiene que más exacta y algunas veces conveniente es la definición dada por **Herbert Spencer** (1867) en el sentido de *sobrevivencia de los más adecuados*.

Finalmente, y ante la imposibilidad de extendernos en referencia a la evolución humana, vale la pena leer "Descent of man" (Darwin, 1871) para comprobar los innumerables detalles (capacidades mentales, ontogenia, distribución geográfica, etc.) que tuvo en cuenta al comparar al hombre con otros animales para demostrar sus relaciones y, finalmente, llegar a que *"…son idénticas con aquellas (características) de los animales inmediatamente por debajo de él en la escala…"* y que *"…son todas necesariamente el resultado de herencia ininterrumpida desde un progenitor común así caracterizado, o de subsecuente reversión"* (Darwin, 1871, p.133). Y agrega luego que de la concordancia con los caracteres de los Catarrinos puede inferir que un antiguo miembro de los antropomorfos dio nacimiento a los humanos.

Sobre Darwin puede concluirse que, mientras su aporte en miles de ejemplos derivados de sus observaciones durante el viaje en el Beagle, la selección natural como mecanismo novedoso, así como muchas de las ideas narradas hasta aquí fueron constructivas y trascendentes en la teoría evolutiva, no debe negarse que, como cualquiera en su época, cometió errores de lógica que la ciencia debe analizar (Harvey, 2009). Debe recordarse que, aún sin reconocerlo, tomó de Lamarck buena parte de explicaciones, lo que no ha sido justamente difundido en el amplio público ni en la biología en particular.

Lo anterior conduce asimismo a revalorizar otra figura, nacida catorce años después que Darwin, pero casi desdibujada en tiempos actuales, cual fue **Alfred Wallace** (1823-1913). Más aún, se lo suele mencionar como "el otro hombre" de la teoría evolutiva que sirvió meramente como un estímulo a Darwin y cuyo espiritualismo y concepciones socialistas hicieron enmudecer su pensamiento biológico (Berry and Brown, 2008). Estos mismos autores destacan que sin embargo fue Wallace el único que ganó una medalla de oro que otorgó la Sociedad Linneana de Londres en 1908, festejando el cincuentenario de la presentación conjunta con la de Darwin en la Sociedad Linneana de Londres en 1858. Él fundó además las bases de la Biogeografía.

No será referida aquí la popular historia sobre la carta de Wallace escrita a Darwin antes de la presentación conjunta en la en la Sociedad Linneana de Londres en 1858, ni su viaje por Malasia (ésto y

la famosa presentación conjunta figuran en la mayoría de los libros de texto), sino las ideas y conceptos vertidos en algunos de sus escritos. Un ejemplo de ellos es su propuesta de asimilar la selección natural con el regulador centrífugo de la máquina de vapor, que "verifica y corrige cualquier irregularidad casi antes de que se ponga de manifiesto" (Wallace, 1858) ya que en el reino animal una deficiencia se haría sentir desde el momento de su aparición y nunca llegaría a una magnitud notoria. Su concepto de selección natural no es el de principio rector, lineal y progresivo, sino que sugiere un circuito de retroalimentación e interacción con el ambiente, donde las variaciones aleatorias van a ser controladas por la selección (Lahitte y Hurrell, 1994), que era para Wallace la causa de la evolución.

Wallace también aplicó su lectura de Lyell sobre los cambios geológicos al mismo tiempo que criticó duramente a Lamarck. No obstante, sostiene que *"…si consideramos cómo lentamente la superficie de la tierra y el clima sufren cambios permanentes; y éstos son seguramente el tipo de cambios que inician y compelen alteraciones, primero, tal vez, en la distribución y luego en la estructura y hábitos de las especies… la selección natural preserva la fijeza de su media o condición promedio mediante la eliminación del menos ajustado y consecuentemente la sobrevivencia del más apto"* (Wallace, 1859; Wallace 1871). Pero en 1870 reconoce que puede corregirse la idea de la evolución "*perpetuamente perezosa, lo que nos permite suponer que el cambio morfológico en el mundo orgánico procede más rápidamente de lo que habíamos creído posible*" (Wallace, 1870). Nuevamente y como nos referimos antes a Lamarck, el reconocimiento de anteriores equivocaciones y propuestas explicativas nuevas muestra la grandeza intelectual de estos personajes de la historia de la evolución.

Con respecto al mecanismo de eliminación/supervivencia, su concepto tenía alguna diferencia (o especificación concreta) con el de Darwin, ya que se refería a que *"la supervivencia del más apto es realmente la eliminación del no apto"* (Wallace, 1890), lo que según Smith (2011) marcaría más claramente la agenda evolutiva. Sostiene que la lucha es tan severa, tan incesante, que el más pequeño defecto o debilidad física en cualquier momento es fatal. Y esta misma selección a nivel de los individuos de una población la traslada claramente a nivel de las variedades y de las especies en un grupo mayor. Es decir, que si aparecía una variedad dentro de una especie con una leve mayor capacidad para la supervivencia ante un cambio ambiental, dicha variedad aumentaría numéricamente y, de continuar las mismas condiciones esa variedad terminaría sustituyendo la especie mayor. Plantea así que de las leyes generales que regulan la existencia de los animales en la naturaleza se deriva una progresión y una divergencia continuas (tal vez puede pensarse en un retorno a las ideas de Lamarck?). Efectivamente, más adelante sostiene que en el animal salvaje, "utilizadas al límite sus facultades y capacidades para

cumplimentar las necesidades de la existencia, toda mejora se ve favorecida por el ejercitamiento e incluso debe modificar ligeramente la alimentación, los hábitos y la economía total de la raza". Y agrega que la velocidad de los caballos de carrera y la potencia de los de arrastre resultarían inútiles y los extinguiría si se liberaran en las pampas o "perdieran esas extremas cualidades que no serían jamás utilizadas" y revertirían al estado en que "por el *ejercitamiento* total de cada parte de su organización el animal se asegurara la supervivencia" (Wallace, 1890). Sorprendentemente, vuelve al ejemplo de la jirafa pero lo explica por selección natural (no sabemos con cuánto convencimiento, ya que como expresamos precedentemente también hablaba de la influencia de los cambios ambientales).

En su escrito a Darwin "Sobre la tendencia de variedades a apartarse indefinidamente del tipo original" (Wallace, 1859) describe igualmente que aquellas producidas por domesticación, liberadas, tienen tendencia a volver a la forma de la especie parental. Pero cuando la variedad la reemplaza por estar mejor *organizada*, no puede volver al tipo original y prepondera en número hasta que las condiciones ambientales regresen. Asimismo distingue las variedades que van surgiendo sin cambio ambiental y muestran tendencia a volver a la media y prevé que podría ocurrir variación en partes "no importantes" de efecto imperceptible que tendrán un curso paralelo y sobreviven (¿no suena acaso familiar al concepto de genes ligados? ¿O al de genes neutrales?).

Como se ve, sigue repitiéndose en los autores anteriores la idea de "vuelta al original" (¿tal vez el preludio de las "constricciones" de Stephen Gould?), que fue retomada y fundamentada por **Francis Galton** (1886, 1892), primo de Darwin, quien junto con **Thomas Huxley** (ampliamente conocido como "el bulldog de Darwin") fueron los continuadores de la selección natural. Pero el estudio pionero de herencia cuantitativa de Galton (1886, 1892), en especial la "regresión a la media" y la ejemplificación de la variación con un polígono de lados desiguales que daban algunos gran estabilidad evolutiva y otros podrían dar un "salto" a un nuevo estado llevó finalmente a este último a volcarse a postular la variación discontinua a amplia escala.

4. PRIMERA MITAD DEL SIGLO XX: LA VARIACIÓN CONTINUA VERSUS LAS DISCONTINUIDADES EVOLUTIVAS.

Para entonces la variación continua ya había sido conocida y explicada por otro de los grandes olvidados y creador del término "genética", **William Bateson** (1861-1926), quien también en sus inicios fue darwinista, pero al buscar exhaustivamente y no encontrar correlación entre las formas y el ambiente abandonó esa línea. Así, sostuvo que la discontinuidad morfológica de las especies no se correspondía con las variaciones en las condiciones ambientales y que los caracteres usados para clasificar las especies no tienen función adaptativa. Esto último, ¿no lo había pensado Darwin? La evidencia de discontinuidades anteriores a los cambios ambientales lo indujo a pensar en *configuraciones*, o potencialidades para expresar las formas (¿"constricciones" a modo de Stephen Gould, o "forma" y "módulos" usados en antropología biológica?). Sabemos hoy que gran parte de los cambios evolutivos fueron por duplicación de segmentos y genes en tándem (Goffeau, 2004) y que la evolución de la complejidad morfológica depende de proteínas o ARNs reguladores, así como de mecanismos del tipo de los genes "homeobox" (Robertson, 2010). Asimismo, Bateson sostenía que "…ninguna variación, por pequeña que sea, puede ocurrir en una parte sin que ocurra otra variación correlacionada en las demás" (¿un "sistema"?). Para él la herencia estaba en el patrón de la forma y llegó a sostener que lo transmitido era la facultad de ser capaz de reproducirla (Lahitte y Hurrell, 1994). ¿Cómo lo leeríamos hoy a la luz del sistema genético concebido como "redes de interacciones y capacidad de reconstruirlas en las siguientes generaciones" (Jablonka y Lamb, 2013).

Mientras tanto, a otros científicos que estaban en contra de los "Mendelianos" como Bateson, los obsesionaba la medida de la variación biológica continua y la acción sobre ella de la selección natural, por cuanto se convirtieron en los "Biométricos". Grandes personalidades de esta corriente, más conocidos en antropología biológica por sus desarrollos y pruebas estadísticas, fueron **R. Fisher** (1890-1962), así como **S. Wright** (1889-1988), y **J.B. S. Haldane** (1892–1964) por sus aportes a la genética poblacional. Por ejemplo, Fisher (1932) afirmó que las mutaciones son predominantemente desfavorables y que el cambio es producto de una serie de "equivocaciones". Wrigth, en los '30, estableció matemáticamente que genes neutrales pueden aumentar su frecuencia entre generaciones en razón de cualquier proceso estocástico. Y en temas más relacionados a la antropología, Haldane demostró que la selección contra la enfermedad hemolítica en recién nacidos no lleva al equilibrio estable entre Rh+ y Rh-. Crow (2008) afirma que ellos han establecido una impresionante teoría matemática de la variación genética y del cambio evolutivo, poniendo a la selección natural como el factor guía de la evolución.

Esta “escuela biométrica” desarrolló, tradujo a algoritmos y analizó exhaustivamente gran parte de los conceptos que actualmente manejamos sobre los coeficientes de selección y la oportunidad de actuación a través de la fecundidad y mortalidad, la estructura genética poblacional, el tamaño efectivo, componentes de la varianza genética, la deriva y el flujo génicos, etc. Algunos no reconocieron la influencia decisiva que ellos tuvieron sobre la llamada “Moderna Síntesis” y otros aún desacreditaron tal *corpus* de conocimientos sobre genética de poblaciones; (por ejemplo Mayr lo llamó “beansbagtheorie” haciendo la analogía con la extracción de arvejas de colores de una bolsa). Sin embargo, al final de su vida reconoce que la Síntesis no se hubiera desarrollado sin dicha base (2004).

5. La segunda mitad del siglo XX y la Síntesis.

Llega el momento de hablar de esta última corriente (llamada también **Teoría Sintética** o **Teoría Seleccionista**, por el excesivo énfasis puesto en la selección como factor casi exclusivo del proceso evolutivo y por el desplazamiento de la deriva y la variación no adaptativa), que será la última que tratará este capítulo. No es sencillo analizar cada una de las generalizaciones que ella estableció y que constituyen las ideas principales grabadas firmemente en las mentalidades tanto de muchos científicos cuanto del amplio público interesado en la evolución durante el siglo XX, así como en la mayoría de los libros de texto que trataron el tema. Dada esa amplísima divulgación, sólo volcaremos aquí sus principales postulados y hablaremos del profundo efecto que tuvo sobre el desarrollo posterior de la teoría evolutiva, dejando a cargo del lector la consulta de los numerosos trabajos que la re-evaluaron, ampliaron y muchos de ellos criticaron (entre otros, Wassermann, 1978; Lewin, 1980, Beatty, 1984; Kutschera and Niklas, 2004; Pennisi, 2008). Ella surge en los ’40, como una conjunción de los aportes y libros de destacadas figuras procedentes de las distintas disciplinas involucradas en el tema: Theodosius Dobzhansky (1937), Ernst Mayr (1942), Julian Huxley (1942), George G. Simpson (1944), y otros seguidores inmediatamente posteriores. Sintetizando tales aportes, retoman la obra de Darwin (y por ello también se denominan **Neo-darwinistas**) pero la convierten en una idea única y cerrada del proceso evolutivo a través de la selección, produciendo casi una militancia que opacó nuevas ideas que no se encasillaran allí.

En resumen, postuló que los cambios en los caracteres eran producidos poco a poco por mutaciones que, si mejoraban el ajuste de los individuos, reemplazaban las características originales resultando finalmente en la adaptación. Acumuladas en el tiempo y con mecanismos de aislamiento de por medio, llevaban a la especiación. Poniendo el foco especialmente en la genética de poblaciones derivaron, como sostiene Eldredge (1995) en un enfoque reduccionista del proceso evolutivo y en una visión sobre-

simplificada y distorsionada del mundo natural. Esta sobre-simplificación llegó hasta la Paleontología con Simpson (1944) sosteniendo que la evolución genética es compatible con la macroevolución y que las transiciones pueden verse en estados intermedios. El resultado del proceso evolutivo por selección natural y adaptación derivó en un paradigma que Gould y Lewontin (1979), ambos darwinistas, llamaron "programa adaptacionista".

Como respuesta a este cierre del Neodarwinismo surgen posteriormente nuevos aportes que, sumados al creciente desarrollo en genética y secuenciación del genoma, genes neutrales, factores de transcripción y duplicación, regulación génica, elementos móviles y transposones, así como de la biología del desarrollo, el enfoque "evo-devo" y el nuevo campo de la epigenética, cambiarán sustancialmente la perspectiva del (o los) procesos evolutivos. Ellos serán tratados en el próximo capítulo.

BIBLIOGRAFIA CITADA

Agassiz, L. 1859. *An Essay on Classification*. Longman, Brown, Green, Longmans & Roberts & Trübner. London.

Beatty, J. 1984. Chance and Natural Selection. *Philosophy of Science* 51: 183-211.

Berry, A., Browne, J. 2008. The other beetle-hunter. Nature 453: 1188-1190.

Caponi, Gustavo. 2006. El concepto de organización en la polémica de los análogos. *Revista da SBHC* 4: 34-54. Rio de Janeiro.

Corsi, P., 1988. *The Age of Lamarck: Evolutionary Theories in France*, 1790–1830. University of California Press, Berkeley.

Crow, J. 2008. Commentary: Haldane and beanbag genetics. *International Journal of Epidemiology* 37:442–445.

Cuvier, G. 1818. *Discours prélimineaire a les Recherches*. L'Académie française.

Darwin, C. 1859. *El Origen de las Especies*. Edición Alfa Épsilon 2007. *ww.alfaepsilon.com.ar*

Darwin, C. 1868. *The variation of animals and plants under domestication*. London: John Murray.

Darwin, C. 1871. Descent of man, and selection in relation to sex. John Murray Ed., London.

Darwin, E. 1794-96. *Zoonomia; or, The Laws of Organic Life.* Part I y II. J. Johnson, London.

Dobzhansky, T. 1937. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.

Eble, G. 1999. On the Dual Nature of Chance in Evolutionary Biology and Paleobiology, *Paleobiology*, **25: 75-87.**

Eldredge, N. 1983. La macroevolución. *Mundo Científico* 16: 792-803.

Eldredge, N. 1986. Information, Economics, and Evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:351-369.

Eldredge, N. 1995. *Reinventing Darwin. The Great Evolutionary Debate*. John Wiley and Sons, Inc., New York.

Fisher, R. 1932. The bearing of genetics on theories of evolution. *Science Progress*, 27: 273-287.

Galton, F. 1886. Regression towards Mediocrity in Hereditary Stature. *Journal of the Anthropological Institute*, 15: 246-263.

Galton, F. 1892. *Hereditary Genius*. MacMillan and Co. New York.

Geoffroy Saint-Hilaire, E. 1833. Le degré d'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales. *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences de l'Institut de France*, 12: 63-92.

Goffeau, A. 2004. Evolutionary genomics: Seeing double. *Nature* 430: 25-26.

Gould, S. 1981. Evolution as fact and theory. *Discover* 2: 34–37.

Gould, S. 1989. *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. W.W. Norton & Company Inc. New York-London.

Gould 1999. Branching through a wormhole. *Natural History* 108:24-27.

Gould, S. 2002. The Structure of Evolutionary Theory. Cambridge MA: Harvard Univ. Press.

Gould, S., Lewontin, R. 1979. La adaptación biológica. *Mundo Científico* 22:214-223.

Gregory, T. 2008. Evolution as Fact, Theory, and Path. *Evo Edu Outreach* 1:46–52.

Harvey, P. 2009. Question & Answer: What did Charles Darwin prove? *Journal of Biology* 8:11-13.

Hutton, J. 1795. *Theory of the Earth with proofs and Illustrations*. William Creek edit, Edimburgo.

Huxley, J. 1942. *Evolution: Modern Synthesis*. The MIT Press (2010), Cambridge.

Jablonka, E., Lamb, M.J. 1995. *Epigenetic Inheritance and Evolution: the Lamarckian Dimension.* Oxford University Press.

Jablonka, E., Lamb, M.J. 2013. Evolución en cuatro dimensiones. Capital Intelectual, Buenos Aires.

Kutschera, U., Niklas, K.J. The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis. *Naturwissenschaften* 91:255–276.

Lahitte, H., Hurrell, J. 1994. *Tres hombres, una pauta global. Lamarck, Wallace-Bateson*. Proene-Teoría Nro.8, Comisión de Investigaciones Científicas Provincia de Buenos Aires.

Lahitte, H., Hurrell, J., Malpartida, A. 1991. Reflexiones sobre la Filosofía Zoológica: homenaje a Lamarck. Ediciones Nuevo Siglo, Argentina.

Lamarck, J. 1809. *Filosofía Zoológica*. Reproducción y traducción de la versión original editada en 1986 por Alta Fulla en colaboración con la revista Mundo Científico, Barcelona.

Lamarck, J. 1815–1822. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux...* Verdière Libraire, Paris

Lamb, E., Jablonka, E. 2014. Lamarck's Two Legacies: A 21st-century Perspective on Use-Disuse and the Inheritance of Acquired Characters http://www.ehudlamm.com/lamarck-legacies.html

Lewin, R. 1980. Evolutionary theory under fire. *Science*, *210* (4472), 883-87.

Liu, Y. 2008. A new perspective on Darwin's Pangenesis. *Biol. Rev.* 83: 141–149.

Malthus, T. 1798. *An Essay on the Principle of Population.* J. Johnson Edit., London.

Margulis, L. 1970. *Origin of Eukaryotic Cell*. Yale University Press. Pp. 349.

Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.

Mayr, E. 2004. 80 years of watching the evolutionary scenery. *Science* 305: 46-47.

Owen, R. 1843. *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals.* Delivered at the Royal College of Surgeons in 1843. Longman, Brown, Green, Londres.

Paley, W. 1802. *Natural theology*. 12 ed. London: John Faulder.

Pennisi, E. 2008. Modernizing the Modern Synthesis. *Science* 321:196-197.

Robertson, M. 2010. The evolution of gene regulation, the RNA universe, and the vexed questions of artefact and noise. *BMC Biology* 8:97 http://www.biomedcentral.com/1741-7007/8/97.

Simpson, G.G. 1944. *Tempo and mode in evolution.* Columbia University Press, New York.

Smith, C. 2011. Natural Selection: A concept in need of some evolution? *Complexity* 17:8-17.

Spencer, H. 1867. Creación y Evolución. Ed. Publicaciones de la Escuela Moderna, 1916, Buenos Aires.

Stebbins, G.L. 1950. *Variation and evolution in plants*. Columbia University Press, New York.

Waddington, C.H. 1957. The Strategy of the Genes; a Discussion of Some Aspects of Theoretical Biology. Allen & Unwin Edit. London.

Wallace, A.R. 1859. On the Tendency of Varieties to Depart Indefinitely From the Original Type. Proc. Linn. Soc. Lond. 3, 53-62.

Wallace AR. 1870. The limits of natural selection as applied to man. In: Contributions to the theory of natural selection. Macmillan, London.

Wallace, A.R. 1871. Contributions to the Theory of Natural Selection, Macmillan and Co. New York.

Wallace, A.R. 1890. Human selection. *Fortnightly Review* (n.s.) 48: 325-337.

Wassermann, G. 1978. Testability of the Role of Natural Selection within Theories of Population Genetics and Evolution. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 29: 223-242.

CAPÍTULO 3. LA EVOLUCIÓN DE LA TEORÍA EVOLUTIVA. (SEGUNDA PARTE).

GERMÁN MANRÍQUEZ[1]

[1] Universidad de Chile, Santiago de Chile, Chile. gmanriquezs@odontologia.uchile.cl.

1. INTRODUCCIÓN.

En el presente capítulo se resumen los antecedentes que dan origen a la teoría sintética de la evolución durante la primera mitad del siglo XX, y se muestra el estado actual del desarrollo que estos componentes han tenido a partir de la segunda mitad del siglo XX, reconocidos todos como una necesaria extensión o expansión de la teoría sintética.

Respecto de la teoría sintética de la evolución, revisaremos el rol jugado en su gestación por la Genética clásica junto con el aporte entregado por los naturalistas darwinianos, donde destacan las obras de Alfred R. Wallace (1823-1913) y August Weismann (1834-1914). Las evidencias de la genética de poblaciones mostraron que el carácter gradual de la evolución descrito por Charles Darwin (1809-1882) se podía entender como la acumulación en el largo plazo de pequeños cambios mutacionales, los que en su conjunto podían llegar a otorgar una ventaja selectiva a los portadores de dichos cambios. Por otra parte, los naturalistas rescataron de Darwin su visión poblacional de los procesos evolutivos, reformulando desde ese enfoque la respuesta a la pregunta sobre los mecanismos que podían dar origen a las nuevas especies de organismos.

A partir de estos antecedentes, focalizaremos la atención en la definición del concepto de especie y el estudio de las causas de la especiación, y en el papel que en este proceso juegan las mutaciones y la selección natural. En comparación con el darwinismo clásico, la teoría sintética de la evolución mostró que para entender las causas del origen de las especies no bastaba con explicar el origen de la variación a nivel intrapoblacional, sino que, además, había que conocer el origen del aislamiento reproductivo entre las poblaciones (escala interpoblacional).

Pero la excesiva importancia asignada a la selección natural como factor del cambio evolutivo y al rol determinante de la genética de poblaciones para entender la naturaleza de la variación fenotípica estimuló

a partir de la segunda mitad del siglo XX la revisión de los principios sobre los que se sustentó la teoría sintética de la evolución. En particular, en las últimas décadas se han acumulado numerosas evidencias que muestran la importancia que juegan en la evolución de los seres vivos: 1) los procesos epigenéticos o modificaciones post-transcripcionales, 2) la variación fenotípica, especialmente en los primeros estadíos del desarrollo del individuo (enfoque Evo-Devo), 3) el crecimiento alométrico y el desarrollo heterocrónico, y 4) los cambios macroevolutivos de naturaleza intermitente. Dada su relevancia y actualidad, dedicaremos la segunda parte de este capítulo a revisar este conjunto de nuevos conocimientos. El enfoque Evo-Devo integra la genética del desarrollo y el conocimiento sobre el rol de los cambios epigenéticos para explicar el origen y evolución de la diversidad biológica (Gilbert, 2010). Junto con hipótesis y modelos recuperados de la "trastienda" de la teoría sintética de la evolución, lo que se aplica en particular al enfoque Evo-Devo, este conocimiento constituye lo que muchos autores definen como la extensión o expansión de la teoría sintética de la evolución (Handschuh y Mitteroecker, 2012; Pigliucci, 2007; Pigliucci y Müller, 2010).

2. ANTECEDENTES DE LA TEORÍA SINTÉTICA DE LA EVOLUCIÓN

De acuerdo con la teoría sintética, la evolución es un proceso gradual que ocurre a partir de leves cambios de base hereditaria -mutaciones y recombinación, en el caso de las especies con reproducción sexual-, los cuales se expresan como variantes fenotípicas que son sometidas a nivel poblacional a la acción de la selección natural, donde el estudio de los eventos que ocurren en escala ecológica, a nivel de poblaciones y especies (microevolución), debería ser suficiente para entender los cambios observados en escala geológica, a nivel de linajes de especies (macroevolución) (Manríquez y Rothhammer, 1997). Este enfoque refleja el resultado de una larga y sostenida discusión ocurrida entre los genetistas clásicos y los naturalistas neodarwinianos durante las primeras décadas del siglo XX respecto de la naturaleza del cambio evolutivo y de sus causas subyacentes, el rol de las mutaciones del material hereditario y de la selección natural, así como sobre cuáles eran los problemas de investigación prioritarios de la teoría fundada gracias a los trabajos de J.B. Lamarck (1809), Ch. Darwin (1859) y A.R. Wallace (1889). El término "Neodarwinismo" fue acuñado por George J. Romanes en 1895 (cit. por Reif, 2000), y se refiere a *"the pure theory of natural selection to the exclusion of any supplementary theory"*, como lo plantean los naturalistas darwinianos de fines del siglo XIX, representados por Wallace y, especialmente, por Weismann, cuyos trabajos habrían refutado para siempre las teorías sobre la transmisión somática del material hereditario (pangenesis), y la herencia de caracteres adquiridos (lamarckismo). Erróneamente, se homologa "Neodarwinismo" (Romanes,

1895), con "Teoría sintética de la evolución" (Huxley, 1942). Para una extensa discusión sobre las bases históricas y teóricas de esta diferencia, ver el trabajo de Reif et al., (2000).

3. LA VISIÓN DE LA GENÉTICA Y DE LOS NEODARWINISTAS SOBRE LA EVOLUCIÓN

Los principios de Mendel fueron re-descubiertos en 1900 por Karl Correns, Erich von Tschermack y H. de Vries, mientras que Haldane escribió la primera traducción al inglés del trabajo de Mendel. Genetistas como H. de Vries (1906) y W. Bateson (1909), plantearon que el cambio evolutivo era de naturaleza saltatoria debido al papel preponderante que jugarían las mutaciones como agente de dicho cambio en comparación a la selección natural, la cual tendría un rol más bien pasivo o secundario, participando solo en la mantención de las variantes más ventajosas y en la eliminación de las mutaciones deletéreas o dañinas. De igual manera, el nuevo conocimiento de la genética mendeliana sobre el modo de herencia y la naturaleza del material hereditario puso en duda la validez del concepto de especie utilizado por Darwin, quien lo hacía equivalente al de variedad, en contraposición al concepto tipológico predominante en su época. Respecto de las mutaciones, de Vries (1906) señala que las mutaciones no solo representan el principal factor evolutivo que explicaría el origen de las nuevas especies sino que, además, la generación de nuevas especies a partir de formas pre-existentes se produciría por "saltos bruscos". Por su parte, sobre el problema del concepto de especie, Bateson (1909) resalta la importancia que tiene el enfoque de la Genética para su comprensión, ya que permite distinguir la variación real, de tipo genético, de aquella variación "fluctuante", debida al ambiente u otros factores que no pueden ser transmitidos a la descendencia.

Así, los genetistas consideraban que un problema prioritario de la teoría de la evolución era conocer el origen de las mutaciones del material hereditario (variantes alélicas) y entender cómo el cambio de las frecuencias génicas a nivel poblacional podría explicar el cambio evolutivo. Para cumplir con estas tareas, un fuerte énfasis fue puesto en el uso de nuevas técnicas experimentales desarrolladas en el modelo de la mosca del vinagre (*Drosophila melanogaster*) y en la elaboración de modelos matemáticos para explicar y predecir objetivamente el cambio de las frecuencias génicas. Ello, en contraposición a la inferencia basada en la observación que aplicaba la mayoría de los naturalistas de la época. Estos aspectos quedaron claramente reflejados en las palabras pronunciadas el 25 de agosto de 1932 por Thomas H. Morgan al cierre de su intervención en el VI Congreso Internacional de Genética, dedicadas a resumir las primeras tres décadas de desarrollo de esta disciplina desde el redescubrimiento de los principios mendelianos el año 1900. En esta reunión, Morgan planteó que uno de los problemas más importantes de la Genética en el futuro inmediato era conocer la naturaleza del proceso mutacional y el rol que en dicho proceso juegan las

modificaciones físico-químicas. Entre las causas de la brecha existente entre genetistas mendelianos y naturalistas darwinianos Mayr señala a Th. Morgan como uno de los mayores responsables. Según Morgan, los evolucionistas que no ocupaban el método experimental se dedicaban solo a "filosofar" (cf. prólogo en Mayr and Provine, 1998)

En contraposición a esta visión de la genética mendeliana clásica, los naturalistas darwinianos eran gradualistas, y consideraban que selección natural era el principal factor de cambio evolutivo. En este contexto, el rol de las mutaciones del material hereditario era condición necesaria pero no suficiente, ya que solo otorgaba la "materia prima" de la evolución, aunque no representaría en sí un factor evolutivo que promoviera activamente la formación de nuevas especies. Según AR Wallace (1889), la condición más importante de todas para que ocurra especiación es que las variaciones ocurran en una cantidad suficiente, que sean de la bastante diversidad y estén representadas en un gran número de individuos, como para proveer un gran material para que la selección natural actúe y dé origen a nuevas especies.

De acuerdo con los investigadores representantes de esta visión, el factor evolutivo responsable de la especiación es la selección natural. En este aspecto, los neodarwinistas se distinguieron claramente del propio Darwin, quien mantuvo una posición más bien ecléctica al respecto. En el "Origen de las especies" Darwin, además de considerar que las especies eran meras variedades, reitera su convicción de que junto con la selección natural, pueden ser causa de la variabilidad de los seres vivos las "leyes del crecimiento" (i.e. alometrías), e, incluso, la herencia de caracteres adquiridos durante la vida de los individuos en respuesta a los cambios ambientales (lamarckismo). La idea la desarrolló extensamente Wallace (1889), en su obra "Darwinismo", donde considera como punto de partida del proceso de especiación el fenómeno de "divergencia de caracteres", o aumento de la frecuencia de los individuos de una misma especie que son portadores de variantes que otorgan mayor sobrevida y dejan mayor descendencia en determinadas condiciones ambientales, en comparación a los demás miembros de la misma especie. El ejemplo clásico, tomado de Darwin, es el de los escarabajos ápteros de la Isla de Madeira donde, debido a los fuertes vientos que azotan sus costas, más de 200 de las 550 especies de la familia Scarabidae presentan alas reducidas o no las presentan del todo, a diferencia de los escarabajos de Europa continental, que prácticamente no muestran este rasgo. Debido a que es imposible que los escarabajos sin alas hayan poblado la isla desde el continente (única posibilidad de poblamiento dado ese escenario geográfico), lo más probable es que en las islas haya ocurrido la divergencia de este caracter bajo la acción de la selección natural a partir de un ancestro alado que llegó desde el continente. Según Wallace (1889), bajo determinadas circunstancias este proceso podría conducir a la formación de nuevas especies mediante la selección de los atributos que

potencian o promueven la infertilidad entre las especies incipientes, seleccionado en contra a los eventuales híbridos en las especies que no expresan el fenotipo totalmente adecuado (no volar), aumentando de este modo el aislamiento reproductivo, condición esencial para que ocurra especiación. Así, desde la visión de los neodarwinistas, cuando el caracter modificado es de gran importancia porque afecta directamente la existencia de muchas especies haciendo muy difícil su subsistencia a menos que efectúen un cambio considerable en su estructura o en sus hábitos, entonces dicho cambio podría deberse, en algunos casos, a la selección natural, y tendría como resultado la formación de nuevas variedades y especies. La selección en contra de los híbridos conducente a especiación se conoce como "efecto Wallace", y ha sido corroborada experimentalmente en poblaciones naturales de origen vegetal (rev. Ollerton, 2005) y animal (rev. Ritchie, 2007).

Según Wallace (1889), y a diferencia de lo planteado por los genetistas clásicos, centrados en el análisis de las causas de la variación y herencia del material hereditario, para los naturalistas neodarwinianos el problema prioritario de la teoría de la evolución consistió en dilucidar y entender las causas del origen de las especies, y en analizar el rol que le cabría en este proceso a la selección natural.

4. LA TEORÍA SINTÉTICA Y EL ORIGEN DE LAS ESPECIES

Como resultado de las investigaciones experimentales y de campo llevadas a cabo por genetistas, zoólogos y botánicos, a fines de la década de 1940 ya se habían publicado los principales trabajos de integración entre los conocimientos fundadores de la teoría cromosómica de la herencia y de la visión poblacional y biogeográfica, características del pensamiento darwiniano (Tabla 1).

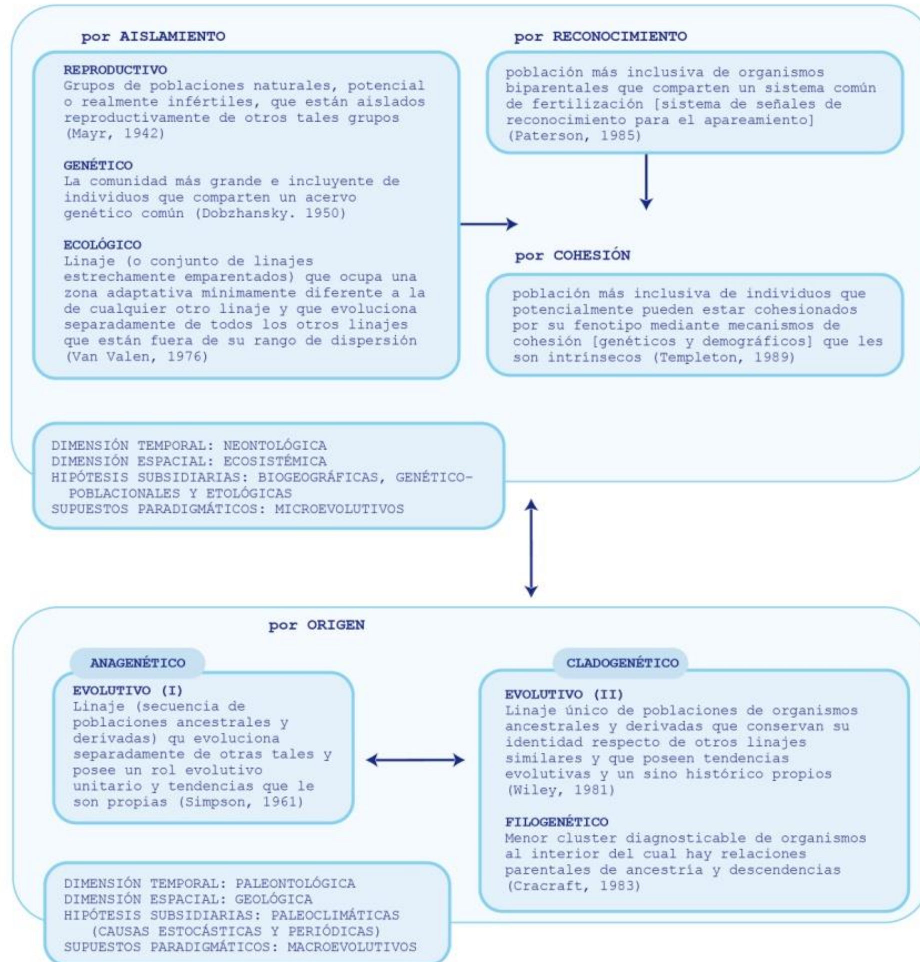
Este nuevo enfoque, definido como teoría sintética de la evolución (Huxley, 1942), permitió superar las diferencias aparentemente irreconciliables entre los puntos de vista de los genetistas clásicos y los naturalistas neodarwinianos. Entre los principales aportes de la teoría sintética al conocimiento sobre las causas de la evolución y de sus factores determinantes, destacan: i) la definición operacional de conceptos centrales de la teoría de la evolución /especie, modelos de especiación, mecanismos de aislamiento reproductivo (pre- y postcigótico), selección estabilizadora, flujo génico, acervo (pool) genético, etc./, ii) la demostración matemática y posterior corroboración empírica de que una pequeña ventaja selectiva podía, a largo plazo, llegar a tener un impacto evolutivo mayor para la adecuación biológica de la población, iii) la demostración experimental de que la variación fenotípica continua era causada por cambios mutacionales de naturaleza discreta, iv) la demostración de la consitución heterocigota y altamente variable de la mayor parte de las variantes genéticas presentes en las poblaciones naturales, v) el establecimiento de la base

hereditaria de las variaciones geográficas (altitudinales, clinales, etc.) de valor adaptativo, vi) la descripción de patrones generales del cambio evolutivo en la escala geológica. Considerando la diversidad e importancia de cada uno de estos tópicos, y la imposibilidad de darles la debida cobertura en el marco del presente capítulo, a continuación nos centraremos en la definición del concepto de especie y en los fundamentos de los "modelos" de especiación como uno de los ejemplos más ilustrativos del aporte de la teoría sintética de la evolución al desarrollo de la teoría evolutiva del siglo XX.

Tabla 1: Principales trabajos relacionados con los antecedentes del darwinismo y el neodarwinismo (1809-1930), y el establecimiento (1930 -1966), y la expansión (1966-2010) de la teoría sintética de la evolución.

Año	Autor	Trabajo	Contribución
1809	J.B. Lamarck	Philosophie zoologique	Entrega evidencias de la evolución como un proceso natural. Plantea primera hipótesis sobre el origen filogenético de los vertebrados.
1858	Ch. Darwin	On the perpetuation of varieties and species by natural means of selection	Definen a la selección natural como factor evolutivo, y establecen las condiciones para que ésta ocurra (sobrefecundidad, variación y herencia).
	A.R. Wallace	On the tendency of varieties to depaert indefinitely from the original type	
1859, 1871	Ch. Darwin	The Origins of Species by means of natural selection, The Descent of Man and Selection in relation to Sex	Desarrolla in extenso las teorías de selección natural, selección sexual y descendencia con modificación, entregando las evidencias que las sustentan, incluyendo el caso de nuestra especie. Propone sistema natural de clasificación de la diversidad biológica basado en relaciones "genealógicas", ilustrado por la metáfora del "árbol de la vida".
1889	A.R. Wallace	Darwinism	Plantea que la selección natural conducente a la divergencia de caracteres es la principal causa de la formación de nuevas especies.
1893	A. Weismann	The Germ-Plasm. A theory of heredity	Propone que solo las variaciones que ocurren en los tejidos germinales se transmiten a las siguientes generaciones y, por lo tanto, tienen valor evolutivo.
1930	R.A. Fisher	Genetical theory of natural selection	Muestra que el valor de adecuación biológica (fitness) es proporcional a la variación genética de una población (Teorema fundamental de la selección natural).
1932	S. Wright	The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution.	Desarrolla el modelo de la evolución de las mutaciones como un paisaje de "cimas" y "valles" con diferentes valores adaptativos.
	J.B.S. Haldane	The time of action of genes, and its bearing in some evolutionary problems	Estudia las bases celulares (vías metabólicas) de la expresión génica diferencial, y discute su rol en la evolución.
1937	Th. Dobzhansky	Genetics of the origin of species	Define las especies como unidades naturales y la especiación como proceso de aislamiento reproductivo de variantes genéticamente polimórficas con valor adaptativo.
1942	E. Mayr	Systematics and the origin of the species	Desarrolla los modelos de especiación (alopátrida, simpátrida, peripátrida, etc.) en relación a escenarios geográficos que limitan el flujo génico entre las poblaciones.
	J. Huxley	Evolution. The modern synthesis	Resume el conocimiento de la genética mendeliana y el naturalismo neodarwiniano y formaliza los contenidos de la teoría sintética de la evolución.
1944	G.G. Simpson	Tempo and mode in evolution	Plantea que en la escala geológica, la tasa de cambio evolutivo es dependendiente del tiempo y de la acumulación de nuevas mutaciones a nivel poblacional.

1950	G.L. Stebbins	Variation and evolution in plants	Muestra la unicidad (patrones generales de especiación) y especificidad (series poliploides) del cambio evolutivo en las poblaciones de vegetales.
1966	G.C. Williams	Adaptation and natural selection	Discute que la selección natural actúe solo a nivel individual y desarrolla el concepto de selección grupal.
1972	N. Eldredge & S.J. Gould	Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism	Discuten que el gradualismo sea el único proceso que explica el cambio filogenético y desarrollan el modelo alternativo de evolución por equilibrio intermitente.
1978	S.J. Gould & R. Lewontin	The Spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme	Discuten el programa adaptacionista y argumentan la necesidad de estudiar el rol de los factores estructurales, ontogenéticos y filogenéticos para explicar el cambio evolutivo.
1983	M. Kimura	The neutral theory of molecular evolution	Muestra rol de las mutaciones selectivamente neutras en la evolución y la importancia de la deriva génica como mecanismo alternativo a la selección natural.
1970	L. Margulis	Origin of eukaryotic cells	Discute la visión de la evolución como una exclusiva competencia por recursos, y desarrolla la visión alternativa de formación de nuevos linajes por endosimbiosis de organelos y complementaridad celular.
1995	E. Jablonka & M.L. Lamb	Epignetic inheritance and evolution	Muestra la importancia que poseen en la evolución las modificaciones epigenéticas del genoma debidas a causas ambientales, post-transcripcionales. Discute el carácter universal de la herencia mendeliana.
1997	J. Gerhart & M.W. Kirschner	Cells, embryos and evolution	Muestran el rol de los cambios que ocurren durante el desarrollo y de los ambientes celulares extranucleares en la variación y evolución fenotípicas.
2002	S.J. Gould	The structure of evolutionary theory	Establece las condiciones que deben cumplirse para que ocurra una nueva síntesis evolutiva, define los componentes del núcleo duro del darwinismo y muestra su vigencia.
2010	M. Pigliucci & G.B. Müller	Evolution. The extended synthesis	Resume el programa de investigación de la teoría evolutiva expandida, que incorpora las críticas realizadas en el último medio siglo a los supuestos básicos de la teoría sintética.



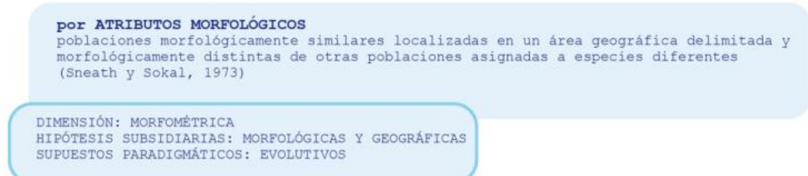


Figura 1: Dimensiones, hipótesis subsidiarias y supuestos paradigmáticos utilizados para definir el concepto de especie en el marco de la teoría sintética de la evolución.

Como resultado del carácter gradual que atribuyera a la evolución, Darwin no demarcó diferencias entre especie y variedad, lo que influyó fuertemente en su concepción sobre las especies como "meras variaciones", dejando pendiente el problema sobre las causas del origen de las especies. Según Darwin (1859) "*La única guía a seguir para determinar si una forma debe ser clasificada como una especie o una variedad es la opinión de los naturalistas de juicio sólido y amplia experiencia*". Según Mayr (1982), si hay algún avance en comparación a lo que ocurría en la época de Darwin respecto del concepto de especie, es en la claridad que se tiene hoy sobre los puntos en los que no hay consenso al definirlo. Destacan, sin embargo, dos aspectos consensuales de interés.

En primer lugar, en la actualidad la inmensa mayoría de las definiciones del concepto de especie son desde el punto de vista lógico, reales antes que nominales, y, en segundo lugar, según la visión de mundo desde la que dichas definiciones son enunciadas, predomina el enfoque evolucionista antes que el tipológico. La definición real de un concepto es un juicio que explica el contenido del concepto e intenta resolver un problema ontológico. Por ejemplo, dado que la especie es una entidad real, el problema ontológico a resolver es ¿qué es la especie? La solución al problema ontológico es operacional; tiene entre sus requisitos la elaboración de criterios que permitan poner a prueba la definición del concepto (aunque no sus causas). Ejemplos de definiciones reales del concepto de especie son las mostradas en la Fig. 1. En relación al concepto de especie, desde la consolidación de la teoría sintética de la evolución hasta hace aproximadamente dos décadas se utilizó de manera casi exclusiva la definición basada en criterios "biológicos" de especie. Gran parte del desacuerdo que hay respecto de la adopción de una definición en particular del concepto de especie se debe a que no se explicitan sus dimensiones, las hipótesis subsidiarias ni los supuestos paradigmáticos que las sustentan (Fig. 1). Y esto es relevante para entender el proceso que da origen a nuevas especies. Como bien señala Wiley (1981), la definición del término especie se constituye sobre la base de un concepto de especie, y el concepto mismo afecta profundamente la forma en que los investigadores enfocan el origen de las especies que estudian.

Por otra parte, en relación al problema de las causas de la especiación, se han propuesto modelos paradigmáticos que intentan explicar dichas causas, conocidos a partir de Mayr (1942 como "modos" de especiación (cf. Box).

Box 1: Causas del origen de las especies. *Se reconocen, al menos, cinco factores de los que depende el "modelo" de especiación: 1) el tipo de cohesión que exhiben los miembros de la nueva especie (demográfica vs. interna o transilente), 2) la fuerza evolutiva que actúa de manera predominante durante la especiación (selección vs. deriva génica), 3) el tipo de separación o discontinuidad que se establece entre las nuevas especies (a nivel genómico, ecológico, etológico o geográfico), 4) el tipo de asilamiento reproductivo predominante (pre-cópula o post-cópula), y 5) el tamaño poblacional (grande o pequeño). La Figura 2 muestra que un tipo o "modelo" de especiación en particular es lo que resulta de la interacción diferencial de estos factores y de la distribución que tenían al momento de ocurrir la especiación. Así, el conocimiento obtenido en el marco de la teoría sintética de la evolución permite entender la especiación como el proceso de divergencia de poblaciones de seres vivos que pierden cohesión genética y continuidad biológica debido a la acción de factores génicos (p. ej. regulatorios de la expresion génica), cromosómicos (principalmente fusiones robertsonianas), reproductivos (como las modificaciones en la expresión del dimorfismo sexual), ecológicos (cambios en la norma de reacción y la plasticidad fenotípica), y/o etológicos (evolución de los sistemas de aislamiento reproductivo precigóticos), pudiendo tener como resultado posterior distribuciones geográficas alopátrida, simpátrida, o peripátrida, entre otras. No debemos olvidar que, como ocurre en otras áreas de la ciencia, la discusión sobre las causas de la especiación está lejos de haber concluido.*

5. EXTENSIONES DE LA TEORÍA SINTÉTICA DE LA EVOLUCIÓN

El llamado corpus de la teoría sintética de la evolución incluye en su núcleo la naturaleza particulada (mutacional) de la variación, el mecanismo mendeliano de la herencia, el rol dominante de la selección natural como factor evolutivo, y el carácter gradual del cambio evolutivo. Existe consenso en la necesidad de integrar al corpus o "núcleo duro" de la teoría sintética de la evolución el conocimiento obtenido en las últimas décadas sobre el rol que juegan en la evolución: 1) la herencia epigenética, 2) la variación fenotípica, especialmente la que se expresa durante los primeros estadíos del desarrollo del individuo, 3) el crecimiento alométrico y el desarrollo heterocrónico, y 4) los cambios macroevolutivos de naturaleza intermitente. De acuerdo con Pigliucci y Müller (2010), estos son componentes de la teoría extendida de la evolución la que, junto con los elementos constituyentes del darwinismo clásico (Fig. 3, I), y de la teoría sintética (Fig. 3, II), conformarían en sus aspectos centrales el estado actual del conocimiento sobre las causas del cambio evolutivo (Fig. 3, III).

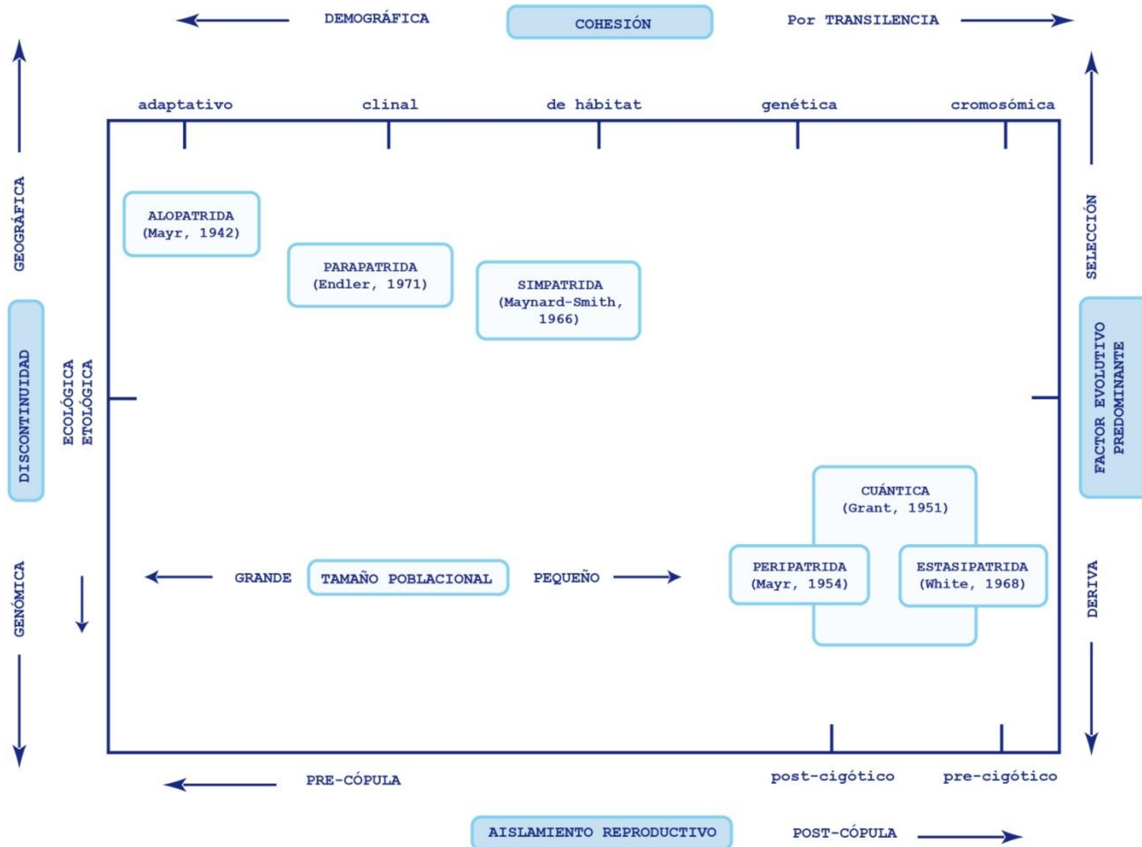


Figura 2: Factores relevantes (ejes) y modelos (interior) propuestos en el marco dela teoría sintética de la evolución para explicar el proceso de formación de nuevas especies.

6. HERENCIA EPIGENÉTICA

Los mecanismos epigenéticos son sistemas de control que modifican de manera inducible y persistente los patrones de desarrollo del organismo, y no dependen directamente de cambios estructurales de la molécula de DNA (Jablonka y Lamb, 2010). Es relevante destacar que para que un cambio epigenético tenga verdadero valor evolutivo, una vez inducido debe ser transmitido de manera persistente a las generaciones filiales y, además, otorgar adecuación biológica (fitness relativo) a su portador.

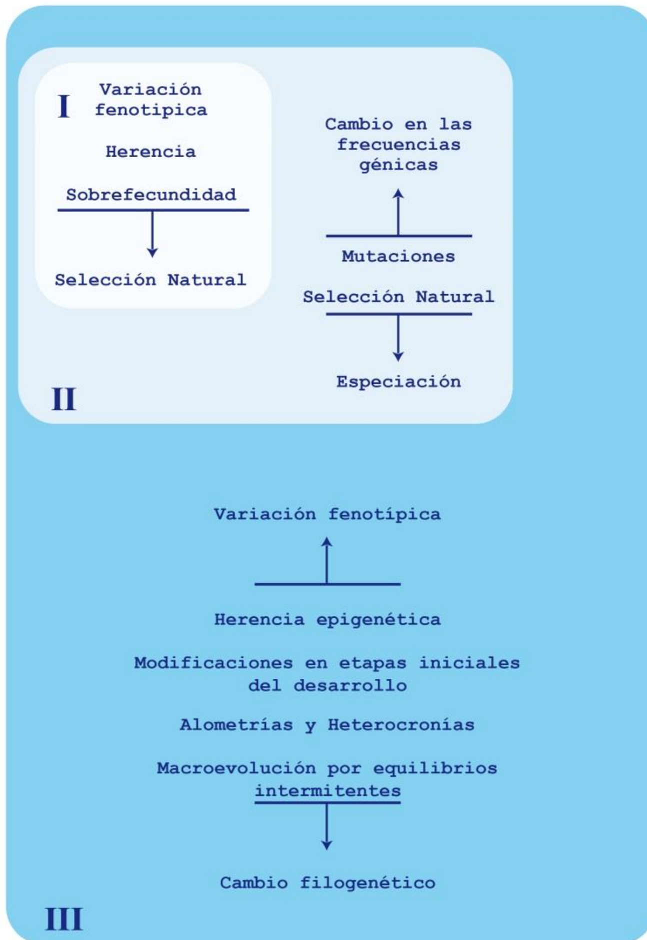


Figura 3: Componentes de la teoría extendida de la evolución la que, junto con los elementos constituyentes del darwinismo clásico (I), y de la teoría sintética (II), constituyen en sus aspectos centrales el estado actual del conocimiento sobre las causas del cambio evolutivo (III).

A nivel celular estas modificaciones constituyen, al menos, cuatro sistemas de herencia epigenética (EIS, por sus siglas en inglés) (Jablonka and Lamb, 2005): 1) los sistemas basados en circuitos de regulación por mecanismos de retroalimentación (el producto de un gen inducible activa su propia transcripción y luego de la división celular se transmite por el citoplasma a las células hijas), 2) aquellos que involucran la participación de moldes estructurales (estructuras tridimensionales pre-existentes, como los priones, actúan de molde para la producción de nuevas estructuras que pasan a ser parte de las células hijas), 3) sistemas de marcaje de la cromatina (estructuras químicas de pequeño tamaño se unen covalentemente a una de las hebras del DNA, modifican su capacidad de transcripción -en el caso de los grupos metilo, silenciándola-, y se transmiten de manera semiconservativa a la siguente generación), y 4) herencia mediada por moléculas de RNA (pequeños fragmentos de RNA silencian la expresión génica mediante la degradación de la mólecula de mRNA o bien al aparearse y metilar o deletar una secuencia de DNA homólogo).

Entre los procesos de base epigenética que ocurren en los niveles de organización biológica de mayor complejidad que el celular (niveles organísmicos, societales, biosféricos), se encuentran (Avital y Jablonka, 2000): i) la transmisión de substancias durante el embarazo y la lactancia que pueden determinar las preferencias de alimentación de la progenie, ii) la transmisión de conductas de padres a hijos mediante el aprendizaje por imitación y iii) la transmisión de información mediante sistemas simbólicos complejos como el lenguaje. Cuando los procesos de transmisión epigenética ii) y iii) están acompañados de conductas

altruístas ocurre el aumento de la adecuación biológica del grupo (*fitness* inclusivo). Interesantemente, Darwin (1871) fue uno de los primeros en llamar la atención sobre el rol de dichas conductas en la evolución de las sociedades *H. sapiens*: “Para que los primeros hombres, los progenitores simios humanos, llegasen a ser sociales, debieron antes adquirir los mismos sentimientos que impelen a los otros animales a vivir en comunidad, siendo además cierto que todos manifestasen la misma disposición general. Como consecuencia de esto, se hallarían inquietos al separarse de sus compañeros, hacia los cuales sentían ya cierto cariño; se avisarían mutuamente de los peligros, y en los ataques y defensas se ayudarían unos a otros, hechos todos los que suponen simpatía, fidelidad y valor” (…) “Jamás formarán un todo compacto los pueblos egoístas, y jamás, por lo tanto, harán cosa alguna de importancia, pues la fuente de todo progreso es la unión”. Es interesante constatar que este enfoque darwiniano de la evolución de las sociedades humanas se encuentra en directa relación con problemas que preocupan a la Antropología Física respecto de la naturaleza biocultural de la evolución de *H. sapiens*, y del lugar que ocupa la obra de Ch. Darwin en este aspecto (Manríquez, 2010).

Todos estos casos, desde el nivel celular hasta el societario, son ejemplos de herencia de atributos adquiridos durante la vida del individuo, generalmente en los primeros estadíos de la ontogenia sin la participación de mutaciones que estén afectando directamente la secuencia de DNA. En otras palabras, los sistemas de herencia epigenética representan ejemplos de herencia de tipo lamarckiano, o herencia “blanda” como fue definida al interior de la teoría sintética de la evolución (Mayr, 1982), para referirse a los cambios que eran inducidos por factores ambientales que facilitan su transmisión a las siguientes generaciones. Así, el reconocimiento de la existencia de la herencia lamarckiana es un importante avance para expandir el horizonte de la teoría evolutiva a procesos donde el rol de los factores epigenéticos es fundamental.

7. VARIACIÓN FENOTÍPICA

Junto con el problema de los modos de herencia (cf. supra), una pregunta que ha justificado en las últimas décadas la necesidad de expandir la teoría sintética es ¿cuál es la naturaleza de la variación fenotípica? y ¿qué factores la determinan? En el marco teórico de la genética y la biología evolutiva clásicas, los fenotipos varían debido a mutaciones del material hereditario y son el producto de la interacción de los componentes genético y ambiental, la acción de la selección natural y de otros factores evolutivos. Un aspecto relegado por mucho tiempo a un segundo plano por esta visión fue el efecto que tienen en el “mapa” que va desde el genotipo al fenotipo tres procesos que actúan sobre los organismos durante su desarrollo

(Oster y Alberch, 1982; Pigliucci y Schlichting, 1998; Kirschner y Gerhart, 2010): 1) la expresión génica diferencial (interacciones epistáticas, efectos pleiotrópicos, efectos del genoma residual, etc.), 2) la modulación epigenética (improntas y modificaciones post-transcripcionales) y 3) la covariación del tamaño y la forma (alometrías, heterocronías, alomorfías, etc.). El enfoque Evo-Devo (Alberch, 1980; Gould, 1977; Reiss et al., 2008) enfatiza el hecho de que los fenotipos son el resultado de la integración de estos tres procesos en los estadíos iniciales de la ontogenia.

De esta visión deriva el concepto de norma de reacción ontogenética, que se refiere a la variación fenotípica diferencial de un mismo genotipo a distintos ambientes, y que se explica por el conjunto de factores que determinan las trayectorias ontogenéticas o rutas que siguen los fenotipos durante su ontogenia: los genes, el ambiente interno del individuo y sus condiciones ambientales externas (Pigliucci y Schlichting, 1998). En este contexto, las novedades evolutivas se explican por modificaciones (mutaciones) genéticas de tipo regulatorio más que estructural, y a nivel epigenético por diferencias en el tipo de interacción que establecen entre sí los productos génicos, su duración en el tiempo y el microambiente (celular o tisular) específico en el que dichas interacciones ocurren. Pero ¿por qué son tan relevantes los cambios del patrón de desarrollo para la evolución? La primera respuesta a esta pregunta se encuentra en los trabajos del naturalista estonio Karl Ernst von Baer, quien a comienzos del siglo XIX sentó las bases de la embriología comparada.

De acuerdo con von Baer (cit. Gilbert, 2010): 1) En el estado embrionario primero aparecen los caracteres más comunes de un determinado grupo de animales y solo luego sus características más específicas. Por ejemplo, el sistema excretor, la notocorda y las branquias, comunes a todos los vertebrados, surgen inmediatamente luego de la gastrulación, mientras que los caracteres que distinguen a los mamíferos de reptiles, aves, anfibios y peces se expresan en estados más tardíos del desarrollo, 2) Las características menos comunes se desarrollan a partir de las más comunes o generales. Las extremidades se forman a partir de crestas germinales que son similares en todos los vertebrados tetrápodos, y solo en los estadíos de diferenciación tardíos adoptan las formas especializadas, como ocurre en los tipos específicos de movilización propios de cada grupo (nado, vuelo, marcha, etc.), 3) Los embriones de cada especie en particular, en lugar de repetir durante su desarrollo los estados adultos de otros animales, se alejan más de dichos estados y, en consecuencia 4) El embrión temprano de un animal nunca se parece a un animal adulto ancestral, sino que solo al embrión más temprano de su propia especie. Así, el embrión humano nunca repetirá durante su desarrollo los estadios adultos de los embriones de un pez, un anfibio, un ave o un mamífero. Cabe notar que fiel a la tradición de los naturalistas y taxónomos de su época, Darwin (1859)

aplicó los conocimientos embriológicos de von Baer para explicar el origen de los "picorocos" (*Austromegabalanus psittacus*: Balanidae, Crustacea) mediante la comparación de las larvas de este animal con los estados larvarios de moluscos y crustáceos. Las evidencias embriológicas fueron las únicas pruebas directas que entregó Darwin de la evolución como proceso de descendencia con modificación.

La integración de la genómica, la biología evolutiva y la biología del desarrollo ha permitido avanzar en el conocimiento de las condiciones y los mecanismos que explican lo observado por von Baer, corroborando la idea central del enfoque Evo-Devo, que afirma que los principales cambios evolutivos no siempre requieren de grandes modificaciones de la estructura del material hereditario, sino que pueden también depender de la expresión diferencial durante los estados tempranos de la ontogenia, a partir de una información hereditaria que es muy similar entre los miembros de grupos filogenéticos cercanos. Pero ¿cuáles son las condiciones y los mecanismos que permiten la generación de variación fenotípica de importancia evolutiva? Una primera condición es que el desarrollo ocurre modularmente, de modo que, bajo un mismo estímulo hay partes del organismo que responden de manera distinta a como lo hacen otras estructuras del mismo organismo. Ejemplos de lo anterior son los campos morfogenéticos presentes en las extremidades que dan origen a las aletas, las alas o las patas en las distintas clases de vertebrados y los discos imaginales de muchos insectos holometábolos (de desarrollo completo). Como veremos más adelante, esta condición caracteriza la evolución por encefalización del cráneo de los homínidos. Una segunda condición es la “parsimonia molecular” (Gilbert, 2010), o uso durante los estados iniciales del desarrollo de un número y tipo acotado de moléculas, que determinan características comunes a grandes grupos filogenéticos, como es el plan corporal bilateral y el eje céfalo caudal de vertebrados e invertebrados. En este caso, esta condición está determinada por la expresión de secuencias de DNA altamente conservadas en la evolución, donde los cambios entre un grupo filogenético y otro se deben a la duplicación del material hereditario más que a la aparición de nuevas secuencias (cajas homeóticas).

En cuanto a los mecanismos que facilitan la variación fenotípica, se distinguen (Arthur, 2004): 1) las heterotopías, consistentes en modificaciones respecto del lugar en el que ocurre la expresión génica, 2) las heterometrías, o cambios en la cantidad de material celular disponible para la formación de una determinada estructura y 3) las heterocronías, o modificación temporal de la expresión génica, adelantando o retrasando la activación de determinados genes. Arthur (2004) agrega un cuarto mecanismo, que define como “heterotipia” para designar los cambios que ocurren en la región codificadora de un gen. Un ejemplo de heterotopía es la formación de las diferentes estructuras pentadactilares en la región distal de las

extremidades de los tetrápodos (Gilbert, 2009). Por su parte, el crecimiento alométrico es un caso particular de heterometría, que ocurre cuando las estructuras de un organismo difieren de manera significativa en sus respectivas tasas de crecimiento, teniendo como resultado un cambio en la forma de dichas estructuras (Huxley, 1932). Este tipo de crecimiento, común prácticamente a todos los metazoarios, explica la creciente encefalización o aumento del volumen encefálico observado en los restos fósiles pertenecientes al género *Homo* (*H. habilis, H. ergaster, H. heidelbergensis, H. neanderthalensis, H. sapiens*, entre otros) en comparación a los restos fósiles de australopitecinos (i.e. *Australopithecus africanus*, *A. sediba*) y de primates actuales como chimpancé, gorila y orangután. Respecto de las heterocronías, los miembros del género *Homo* nos caracterizamos por presentar nuestro desarrollo neoténico, una forma de heterocronía que tiene como resultado el retardo general del desarrollo del tejido somático manteniendo en el estado adulto de los rasgos juveniles. Esta condición sería, incluso, una de las causas de la evolución de los cordados a partir de larvas neoténicas de tunicados que habrían retenido la capacidad de movilización autónoma y de diferenciación de tejidos en un eje céfalo-caudal que persiste en el estado adulto. Así, los individuos adultos de *H. sapiens*, compartimos con chimpancé juvenil: escasa pilosidad corporal, dientes de pequeño tamaño, posición central del foramen magno, forma cuadrangular de la pelvis, braquicefalia (cráneos más anchos que largos), mayor tamaño relativo del encéfalo en relación al resto del cuerpo.

8. CAMBIOS MACROEVOLUTIVOS DE NATURALEZA INTERMITENTE

Una de las principales objeciones hechas a Charles Darwin cuando publicó "El Origen de las Especies" fue que su teoría no explicaba la ausencia de formas intermedias en el registro fósil de cada linaje. Darwin respondió a sus oponentes que el número de "eslabones" o variedades intermedias entre todas las especies vivas y extintas debió haber sido "inconcebiblemente grande", pero dichas variedades no se encuentran en los estratos geológicos debido a la "extrema imperfección" del registro fósil. La predicción derivada de la teoría de la evolución de Darwin supone que si la acción de la selección natural es continua y prolongada, y durante este proceso ocurre la sustitución de unas formas por otras, entonces el registro fósil del origen de una nueva especie debería consistir en una secuencia de formas intermedias que unen gradualmente a las formas ancestral y derivadas. El carácter "imperfecto" del registro fósil reflejaría, de tal modo, la ausencia de las formas intermedias que alguna vez existieron. Esta explicación, incorporada posteriormente por George G. Simpson a la teoría sintética de la evolución, se refiere al tempo o ritmo de los cambios evolutivos, y constituye un elemento central de la visión gradualista de la evolución a nivel supraespecífico, también conocida como gradualismo filogenético (Manríquez y Rothhammer 1997).

La teoría del equilibrio intermitente propuesta por Eldredge y Gould (1972), surgió inicialmente en respuesta a la interpretación gradualista del ritmo evolutivo. De ahí que estos autores ilustraran su teoría con un "árbol" evolutivo cuyas ramas se quiebran de manera abrupta en lugar de hacerlo imperceptiblemente. Actualmente, esta teoría consiste en un conjunto de hipótesis y modelos alternativos a las explicaciones que predominaron por mucho tiempo en la visión del gradualismo filético sobre el ritmo de la evolución (hipótesis del ritmo intermitente), el modo en que ocurre la especiación (hipótesis de la especiación por peripatría), los mecanismos genéticos asociados con el surgimiento de nuevas especies (hipótesis de las revoluciones genéticas) y las principales tendencias macroevolutivas (hipótesis de la selección de especies) (Tabla 2). Paradójicamente, las hipótesis sobre el modo y los mecanismos genéticos de la especiación son proposiciones originales de Ernst Mayr, uno de los fundadores de la teoría sintética. Estas dos hipótesis fueron incorporadas por la teoría de equilibrio intermitente para explicar los cambios evolutivos que ocurren en la escala geológica. Así, antes que un nuevo descubrimiento, esta teoría es una reinterpretación de datos que la teoría sintética no consideró (problema de la estasis del registro fósil), y un conjunto de nuevas hipótesis e hipótesis ya existentes a las que la teoría sintética asignó un papel marginal en la explicación de los procesos macroevolutivos.

Tabla 2: Comparación entre las principales hipótesis (H) de las teorías del gradualismo filogenético y del equilibrio intermitente para explicar el ritmo (1), modo de especiación (2), mecanismos genéticos (3) y tendencias de la macroevolución (4) (Manríquez y Rothhammer, 1997).

	GRADUALISMO FILOGENETICO	EQUILIBRIO INTERMITENTE
	(Ch. Darwin, G. Simpson)	(N. Eldredge y S.J. Gould)
1	Las nuevas especies surgen por transformación gradual, lenta y continua de una población ancestral (la estasis es un "artefacto" del registro fósil)	Las nuevas especies surgen por transformación rápida del linaje ancestral, y luego permanecen durante largos períodos sin modificación (la estasis es un dato del registro fósil)
2	La población parental es dividida por una barrera geográfica en dos o más subpoblaciones (subespecies), las que se diferencian de modo gradual hasta alcanzar un nivel de aislamiento reproductivo que se refuerza y completa en una etapa de contacto secundario (alopatría - simpatría).	Una pequeña subpoblación resulta aislada en la periferia del linaje parental por migración y/o surgimiento de barreras ecogeográficas(población o individuo fundador). Esta subpoblación, portadora de una fracción de la variabilidad genética de la población parental, alcanza en pocas generaciones un aislamiento reproductivo pleno (peripatría).
3	La base genética de la especiación son mutaciones que afectan de manera gradual, continua y mayoritaria a secuencias génicas que codifican productos difusibles (genes estructurales). Debido al gran tamaño de la población parental, durante la especiación los fenómenos de deriva al azar no juegan un papel de gran importancia.	En la especiación participan mutaciones que afectan drásticamente la integridad y cohesión del genoma (revolución genética) y, por lo general, tienen como blanco a secuencias reguladoras encargadas de controlar las etapas iniciales de la ontogenia. La deriva al azar puede jugar un papel determinante en las etapas iniciales de la especiación.
4	La aparición y extinción de los grandes grupos taxonómicos (macroevolución) está controlada por las mismas causas que explican los procesos que ocurren intrapoblacionalmente (microevolución). Los cambios macroevolutivos son anagenéticos (lenta transformación del linaje ancestral en un linaje derivado) y poseen valor adaptativo	La microevolución está "desacoplada" de la macroevolución. La aparición y extinción de las especies no es necesariamente adaptativa y se explica por una selección que tiene como blanco a las propias especies antes que a sus poblaciones constituyentes (selección de especies). Los cambios macroevolutivos son de tipo cladogenético (rápida mutliplicación de especies) y no poseen valor adaptativo

9. CONCLUSIÓN

El desarrollo de la teoría evolutiva durante el siglo XX estuvo marcado por la visión de la teoría sintética de la evolución, con énfasis en los mecanismos genéticos de la variación fenotípica, el rol preponderante que en ello jugaría la selección natural y el carácter gradual del cambio evolutivo. Esta visión, conocida como teoría sintética de la evolución, no consideró del todo o bien solo asignó un rol secundario a los mecanismos de herencia epigenética, las causas de la variación fenotípica en los primeros estados del desarrollo, el papel de la covariación de tamaño y forma en la evolución y el carácter intermitente del cambio evolutivo. Este nuevo conocimiento avalado por numerosa evidencia experimental y extensas discusiones teóricas ha llevado a plantear la necesidad de una extensión o expansión de la teoría sintética de la evolución. Un rol fundamental en este proceso de generación de nuevo conocimiento lo ha jugado el estudio de los procesos de cambio evolutivo con las herramientas y el enfoque de la biología del desarrollo (enfoque Evo-Devo).

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Arthur W. 2004. Biased embryos and evolution. Cambridge: Cambridge University Press.

Avital E, Jablonka E. 2000. Animal traditions: Behavioural inheritance in evolution. Cambridge: Cambridge University Press.

Alberch P. 1980. Ontogenesis and morphological diversification. Am Zool 20: 653-667.

Bateson W. 1909. Heredity and variation in modern lights. In: Essays in commemoration of the centenary of the birth of Charles Darwin and of the fiftieth anniversary of the publication of The Origin of Species. Seward AC, editor. Cambridge: Cambridge University Press. Ch. V.

Cracraft J. 1983. Species concept and speciation analysis. Curr Ornithol 1: 159-187.

Darwin Ch. 1859. On the origin of species by means of natural selection. London: John Murray.

Darwin Ch. 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. London: John Murray.

de Vries H. 1906. Species and varieties. Their origin by mutation. Chicago: The Open Court Pub. Co.

Dobzhansky Th. 1950. Mendelian populations and their evolution. Am Nat 84: 401-418.

Eldredge N, Gould, SJ. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Models in paleobiology. Schopf TJM, editor. San Francisco, California: Freeman, Cooper and Co. p 82-115.

Endler JA. 1971. On genetics of natural populations. Am Scient 59: 593-603.

Gilbert SF. 2010. Developmental Biology, 9th edition. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.

Gould SJ. 1977. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press.

Grant V. 1971. Plant speciation. New York: Columbia University Press.

Handschuh S, Mitteroecker P. 2012. Evolution - The Extended Synthesis. A research proposal persuasive enough for the majority of evolutionary biologists? Hum Ethol Bull 1-2: 1-4.

Huxley J.1942. Evolution: The Modern Synthesis. The definitive edition. With a new foreword by M Pigliucci and GB Müller. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.

Jablonka E, Lamb MJ. 2005. Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life (Life and Mind: Philosophical Issues in Biology and Psychology). Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.

Jablonka E, Lamb MJ. 2010. Transgenerational epigenetic inheritance. In: The extended synthesis. Pigliucci M, Müller GB, editors. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press. p 137-174.

Kirschner MW, Gerhart JC. 2010. Facilitated variation. In: The extended synthesis. In: Pigliucci M, Müller GB, editors. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.p 253-280.

Lamarck JB. 1809. Philosophie Zoologique. Présentation et notes par André Pichot. Paris: GF-Flammarion [1994, facsimilar edition].

Manríquez G. 2010. Emergence of Darwinian theories on evolution of Homo sapiens (Catarrhini: Hominidae) and their relevance for social sciences. Rev Chil Hist Nat 83: 501-510.

Manríquez G, Rothhammer F. 1997. Teoría Moderna de la Evolución con un análisis del determinismo estructural de Humberto Maturana. Santiago: Amphora Editores.

Mayr E. 1942. Systematics and the origin of species. New York: Columbia University Press.

Mayr E. 1954. Change of genetic environment and evolution. In: Evolution as a process. Huxley JS, Hardy AC, Ford EB, editors. London: Allen and Unwin. p. 156-180.

Mayr E. 1982. The growth of biological thought. Diversity, evolution, and inheritance. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press.

Mayr E, Provine WB. 1998. The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification of biology. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Ollerton J. 2005. Flowering time and the Wallace effect. Heredity 95: 181–182.

Oster G, Alberch P.1982. Evolution and bifurcation of developmental patterns. Evolution 36: 444-459.

Paterson HEH. 1985. The recognition concept of species. In: Species and speciation. Vrba ES. Editors. Pretoria: Transvaal Museum Monograph Nº 4. p. 21-29.

Pigliucci, M.2007. Do we need an extended evolutionary synthesis? Evolution 61: 2743–2749.

Pigliucci M, Müller GB. 2010. Evolution. The extended synthesis. Cambridge Massachusetts: The MIT Press.

Pigliucci M, Schlichting CD. 1998. Phenotypic evolution. A reaction norm perspective. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.

Reif WE, Junker T, Hoßfeld U. 2000. The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis. Theory Biosc 119: 41–91.

Reiss JO, Burke AC, Archer Ch. (...), Müller GB. 2008. Pere Alberch: Originator of EvoDevo. Biol Theory 3: 351-356.

Ritchie MG. 2007. Feathers, Females, and Fathers. Science 318: 54.

Rohlf FJ. 2004. TpsSplin, Thin-plate Spline, v 1.20, 04/14/2004, Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York, e-mail: rolhf@ssbbiovm.bitnet, Web: http//life.bio.sunysb/morph.

Rohlf FJ. 2013a. tpsDIG2, Digitizer of landmarks and outlines, v 2.17, 04/30/2013, Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York, e-mail: rolhf@ssbbiovm.bitnet, Web: http//life.bio.sunysb/morph.

Rohlf FJ. 2013b. tpsRelw, Thin-plate splines relative warp analysis, v 1.53, 10/02/2013, Department of Ecology and Evolution, New York: State University of New York at Stony Brook, e-mail: rolhf@ssbbiovm.bitnet, Web: http//life.bio.sunysb/morph.

Simpson GG. 1961. Principles of animal taxonomy. The species and the lower categories. New York: Columbia University Press.

Smith JM. 1966. Sympatric Speciation. Am Nat 100: 637-650.

Sneath P, Sokal R. 1973. Numerical taxonomy. San Francisco: W.H. Freeman and Co.

Templeton AR. 1989. The meaning of species concept and speciation: A genetic perspective. In: Speciation and its consequences. Otte D, Endler JA, editors. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. p. 3-27.

Van Valen L. 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. Taxon 25: 223-239.

Wallace, AR. 1889. Darwinism. An exposition of the theory of natural selection with some of its applications. Macmillan and Co. London and New York (Second Edition).

White MJD. 1968. Models of speciation. Science 159: 1065-1070.

Wiley EO. 1981. Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics. New York: John Wiley & sons.

CAPÍTULO 4. INTERSECCIONES ENTRE LA POLÍTICA COLONIAL EUROPEA, EL RACISMO Y LA BIOANTROPOLOGÍA.

FRANCISCO RAÚL CARNESE[1]

[1]Universidad de Buenos Aires, Argentina. E-mail: antbiol@filo.uba.ar / antbiol@gmail.com

1. INTRODUCCIÓN.

En este capítulo se analizará la política que siguieron los conquistadores europeos sobre los indígenas de América Latina y el marco teórico positivista que asumieron para justificar el racismo y la depredación del patrimonio material y cultural de esos pueblos. Además, dentro de los marcos conceptuales de la genética de poblaciones se discutirá el concepto de raza biológica y las clasificaciones raciales y el grado de incertidumbre que éstas generan ante la imposibilidad de establecer entidades discretas en las poblaciones humanas. Se evaluarán las causas que determinan esas discontinuidades que, por otra parte, cuestionan la existencia de las razas humanas como categorías biológicas reales y certifican la idea que son construcciones sociales históricamente determinadas. Sin embargo, el concepto de raza biológica se sigue aplicando en diversas disciplinas científicas. En este trabajo se intentará responder críticamente a ello, teniendo en consideración los actuales aportes de la biología molecular. Por último, se discutirán las causas que contribuyen a las prácticas racistas en las sociedades latinoamericanas contemporáneas.

Los ideólogos más importantes del racismo del siglo XIX fueron Joseph-Arthur Gobineau (1816-1882) con su obra "Ensayo sobre la desigualdad de las razas humanas" (1853-1855), Houston Steward Chamberlain (1855-1927), con uno de sus libros más importante "Los Fundamentos del siglo XIX" (1899) y Georges Vacher de Lapouge (1854-1936) quien fue el creador de la Escuela antropo-sociológica y eminente miembro de la "Sociedad de Eutanasia" de Francia. Estos autores influyeron significativamente en el desarrollo de las concepciones racistas de su época y en el siglo XX, particularmente sobre Hitler, idealizando el "mito ario" y la "raza germánica". Existe al respecto una prolífica literatura sobre esta temática, desarrollada exhaustivamente, incluso en viejos y estimulantes libros de texto como el de Juan Comas (1966), que leíamos los estudiantes de las carreras de antropología en los años '60 del siglo pasado. Vale

la aclaración, porque en este capítulo no nos dedicaremos a desarrollar la problemática y el surgimiento del racismo en el mundo sino centrarnos a analizar la política racista que los conquistadores europeos ejercieron sobre los pueblos originarios de América Latina, el positivismo como fundamento teórico de esas concepciones y la discusión y crítica del concepto de raza.

2. ESTEREOTIPOS MORFOLOGICOS Y CULTURALES DE LOS NATIVOS AMERICANOS EN LA ÉPOCA DE LA CONQUISTA EUROPEA.

Con la finalidad de reforzar la identidad europea y también para justificar la acción depredadora de las riquezas de América y el genocidio de los nativos americanos, los conquistadores europeos difundieron, entre los siglos XVI y XVIII, representaciones monstruosas del indígena americano, a partir de imágenes producidas por viajeros y grabadores de Europa. Esas expresiones eran representaciones mitológicas acerca de las características morfológicas y culturales de los pueblos originarios. Al respecto, Amodio escribe: "Las categorías europeas medievales fueron ampliamente utilizadas en la percepción-construcción del otro asiático y africano. Una vez descubierto el Nuevo Mundo estas mismas cualidades fueron utilizadas para la construcción de la imagen sobre los pueblos originarios. A estas categorías se acoplaron las informaciones provenientes de América, por lo que se produce una mezcla de datos reales, que servían de base para la elaboración de la imagen, y datos míticos, que realizaban la función de refuerzo de la identidad europea" (Amodio, 1993). Entre los casos más extremos de las formas monstruosas se hallaban los acéfalos, los orejones, la gente con cola y los gigantes. Los primeros como el nombre lo indica eran hombres sin cabeza, sus ojos y bocas estaban en el pecho, por lo tanto, este personaje era la encarnación del mal y debía ser considerado dañino o diabólico. (Magasich-Airola y De Beer, 2001; Rojas Mix, 1992). Según Rojas Mix (1992), los llamados orejones fueron vistos en las islas que rodeaban la península de Yucatán y en California. La gente con cola es referida por Colón cuando describe a los indios de la isla Santa Juana (Fernández, 1941), mientras que el gigantismo fue relatado por primera vez por Vespucio quien lo había observado en Curacao. Según Vespucio fue en Curaçao donde "encontramos una población de unas doce casas, donde hallamos sino siete mujeres, de tan grande estatura que no había ninguno que no fuera un palmo y medio más alto que yo… Y mientras que estabamos en esto vinieron 36 hombres y entraron en la casa donde estabamos bebiendo, y eran de tal estatura que cada uno de ellos era más alto arrodillado que yo en pie" (Rojas Mix, 1992; se respeta el original al no acentuar el término *estábamos*). En la Patagonia este estereotipo fue difundido por Pigafetta (Carnese y Pucciarelli, 2007).

Posteriormente, debido a la información proporcionada por los datos empíricos, el estereotipo de la monstruosidad física de los indígenas americanos se desarticuló. Debido a ello, los colonizadores reforzaron la alteridad entre la civilización europea y la indígena, creando nuevos monstruos, los monstruos culturales. La más difundida de esas prácticas culturales fue el canibalismo, que en verdad practicaban algunos grupos indígenas, pero que no era comparable con el consumo cotidiano de comida europea, sino que respondía, en general, a ceremonias de carácter ritual. Colón es el que comenzó a difundir tales mitos, pero, fue Vespucio quien comparó las prácticas de cocina europeas con las prácticas caníbales, intentando establecer una equivalencia entre dos acciones no comparables desde el punto de vista etnográfico. El primer caso se trata del consumo cotidiano de comida y el segundo es en realidad un consumo ritual, en el contexto de ceremonias tradicionales (ver Amodio, 1993). Otra práctica que los europeos consideraban repudiable era la homosexualidad. Los cronistas del siglo XVI la difundieron como una de las características de los nativos americanos. Estas prácticas fueron reprimidas por la Inquisición al igual que los rituales religiosos por considerar que los indígenas adoraban a otro dios, es decir, al demonio (Carreño, 2008; Amodio, 1993).

Estas imágenes sobre las prácticas culturales “aberrantes” de los indígenas fueron ampliamente difundidas en Europa y tuvieron una marcada influencia sobre la percepción que los europeos tenían sobre esos pueblos, lo cual era una forma, no la única, de justificar la erradicación de las mismas y el exterminio de individuos que estaban “más cerca de la naturaleza y de la animalidad que de la civilización”. Las imágenes son más contundentes que la escritura o la transmisión oral para reflejar las prácticas culturales de cualquier pueblo. Por eso razón fue tan utilizada durante la conquista de América. Ese imaginario monstruoso se sigue reproduciendo, en la actualidad, por otros medios como la fotografía y el cine de las últimas décadas, donde el canibalismo y las ceremonias paganas, son la representación visual de los pueblos originarios (Carreño, 2008).

3. LAS EXPOSICIONES ZOOLÓGICAS

Posteriormente, hacia mediados del siglo XIX y primeros años del siglo XX, los Estados europeos realizaron exposiciones zoológicas humanas, donde se remarcaban las diferencias morfológicas y culturales entre las “razas inferiores” y las “superiores europeas”. En esa época Iberoamérica se había liberado del colonialismo europeo y estaba gobernada por criollos (salvo algunos países de América Central como, por ejemplo, Cuba, Puerto Rico y Santo Domingo). Sin embargo, se instaló en las nuevas élites intelectuales y en la clase dominante la concepción racista de los conquistadores, lo cual justificaba a los ejércitos americanos a enfrentarse con los pueblos originarios con la finalidad de exterminarlos y conquistar el territorio

que ocupaban, que realmente les pertenecía. Ejemplos de ese accionar fueron las denominadas Conquistas del Desierto en Argentina, de la Araucania en Chile y del Oeste norteamericano en Estados Unidos. Más adelante desarrollaremos este tema y la influencia que la filosofía positivista tuvo para justificar ese accionar. Así, fueron varios los países europeos que a partir de 1870 comenzaron a realizar estos “espectáculos”. En 1874 Karl Hagenbeck expuso a individuos de Samoa y lapones como poblaciones a las que llamó “puramente naturales” (las comillas son nuestras). Dado los “éxitos” obtenidos con tales exposiciones, Geoffroy de Saint-Hilaire, quien era Director del Jardín de Aclimatación de Francia, decidió organizar en 1877 dos de esos “espectáculos” presentando en París a Nubios y Esquimales. La gran prensa parisina publicitaba esas exposiciones diciendo que se exhibían a “bandas de animales exóticos, acompañados por individuos no menos singulares” (Bancel et al., 2000). Este tipo de “espectáculos” se extendieron por casi todos los países europeos, incluso durante los inicios del siglo XX (las comillas son nuestras), y estuvieron legitimadas por la Sociedad de Antropología de Francia, creada en 1859, donde varios de sus miembros la visitaron para efectuar investigaciones en antropología física.

BOX 1. El etnocentrismo y la xenofobia. *Creemos necesario aclarar que los estereotipos negativos y las actitudes despreciativas de un grupo étnico sobre otro no fueron una praxis exclusiva de los colonizadores europeos sobre los pueblos originarios y de Afrodescendientes. El etnocentrismo se manifestó siempre desde los comienzos de la humanidad y es la creencia que el grupo étnico de pertenencia es superior culturalmente al otro, al distinto. Esta práctica se ha extendido universalmente en todos los pueblos y o naciones del mundo y se profundiza si entre los grupos involucrados existe una relación asimétrica de poderío económico, político y social. Cavalli'Sforza (1999), quien trabajo con los pigmeos en África, comentó que éstos eran considerados verdaderos animales por sus vecinos. En nuestra experiencia, mientras estábamos organizando un plan de trabajo de campo en Santa Victoria Este en la Provincia de Salta, Argentina, e intercambiando ideas para llevarlo a cabo con un líder wichi de esa localidad, se acercó una persona de origen mestizo, que era vecino de nuestro interlocutor, y le recriminó que era injusto que se les otorguen las tierras que estaban intentando obtener, porque “ustedes los wichi son vagos y borrachos y no las iban a trabajar”. Hay numerosos ejemplos sobre estas actitudes. En un trabajo reciente de Alaminos et al. (2010) se analizaron las diferentes formas que adoptó el etnocentrismo y la xenofobia en 15 países del mundo, incluyendo a europeos y latinoamericanos.*

De acuerdo con Bancel et al. (2000) “la aparición de los zoológicos humanos, al igual que su auge y el entusiasmo que despertaron, resulta de la articulación de tres fenómenos concomitantes: en primer lugar, la construcción de un imaginario social sobre el Otro (colonizado o no); luego, la teorización científica de la “jerarquía de razas” consecutivas a los avances de la antropología física; y por último, la edificación de un imperio colonial por entonces en pleno crecimiento”.

Estas ideas sobre la jerarquización de las razas humanas, dentro de un marco teórico evolucionista-positivista, tuvieron un impacto significativo entre los integrantes de las élites y de la intelectualidad europea de la época. Estas concepciones se expandieron, también, a América Latina y predominaron tanto en círculos científicos como en instituciones académicas.

4. DARWINISMO Y POSITIVISMO EN AMÉRICA LATINA

El darwinismo tuvo a mediados del siglo XIX una preponderante influencia en los medios académicos e institucionales de casi todos los países latinoamericanos. Esas ideas fueron asumidas por la mayoría de los investigadores que provenían, principalmente, de países europeos y que, posteriormente, se relacionaron con investigadores nativos de la región. En América Latina hay antecedentes de la difusión del darwinismo desde 1866, a pocos años de la primera edición del Origen de las Especies de Darwin, publicada en el año 1859. En Argentina ese libro se conoció al mes de su publicación, el 24 de noviembre de ese año, mientras que, Otto Wucherer en 1866, fue uno de los primeros en desarrollar temas de evolución darwiniana, en la Universidad de Medicina de Bahía, Brasil (Glick, 1989). En esos primeros años del desarrollo de las concepciones evolucionistas se destacaron varios investigadores que introdujeron la teoría darwiniana en la ciencia y en la enseñanza universitaria. Dichas ideas, paradigmáticas en su época, fueron duramente criticadas por distintos sectores del catolicismo. Algunas de las personalidades que inicialmente se destacaron por sus posiciones evolucionistas fueron, entre otros, Florentino Ameghino (1854-1919) en Argentina, Fritz Müller (1822-1897) en Brasil, Teodoro Wolf (1841-1924) en Ecuador, Justo Sierra (1848-1912) en México, Adolfo Ernst (1832-1899) en Venezuela y José Pedro Varela (1845-1879) en Uruguay (Glick, 1989). En los capítulos 2 y 3 de este libro se discuten la teoría darwiniana y el neodarwinismo. En este apartado nos referiremos brevemente a comentar el mecanismo de la selección natural que propuso Darwin para explicar los procesos evolutivos.

Uno de los autores que tuvo significativa influencia en el pensamiento de Darwin fue el economista inglés Thomas Robert Malthus (1766-1834) quien en la sexta edición de su famoso libro “Ensayos sobre el principio de población” (1945, [1789-1823]) sostenía que las poblaciones humanas aumentaban su tamaño

en progresión geométrica y los alimentos lo hacían en progresión aritmética. Por esa razón, consideró que debería controlarse el aumento desmesurado de las poblaciones humanas para evitar los problemas sociales y económicos que esa situación acarrearía. La lectura de ese libro le dio a Darwin argumentos para la elaboración de su sub-teoría de la selección natural. Darwin observaba que en la naturaleza las especies son muy prolíficas y que un aumento constante de su número poblacional no se ajustaría a la existencia de recursos naturales suficientes para mantener la sustentabilidad del sistema. Debido a ello, consideró que ese crecimiento debía ser controlado por algún mecanismo que denominó selección natural. La selección originará, entonces, una mortalidad y sobrevida diferencial, es decir que en la lucha por la existencia sobrevivirán aquellos organismos que mejor se adapten a las circunstancias ambientales. Para algunos autores, en la lucha por la vida se impone el más fuerte sobre el más débil, mientras que otros que se acercan más al pensamiento de Darwin sostienen que los más adaptados son aquellos organismos que tienen más descendencia fértil y que las características que estos preservan son transmitidas a las futuras generaciones (ver capítulos sobre Genética en este mismo libro). Esta interpretación sobre el control poblacional, mediante la acción de la selección natural, fue trasladada mecánicamente a las sociedades humanas. Hacia mediados y fines del siglo XIX esas ideas fueron asumidas por investigadores que sostenían concepciones positivistas, ideología que, por otra parte, era predominante en los círculos académicos y científicos de la época y dieron lugar, como veremos más adelante, al surgimiento del racismo y la xenofobia.

El pensamiento positivista se extendió, desde México hasta el Cono Sur y los autores que lo asumieron siguieron tanto las ideas de Comte como las de Spencer. En América Latina esa filosofía fue hegemónica a partir de la segunda mitad del siglo XIX y las primeras décadas del siglo XX.

La inclusión del subcontinente dentro de los cánones de las economías capitalistas generó conflictos y tensiones entre las diversas tendencias ideológicas y políticas. Dentro de ese marco, los positivistas se proponían diagramar modelos de países donde sus instituciones trazaran un límite entre los sectores dispuestos a integrarse a la modernidad frente a las sociedades pre o extra-capitalistas renuentes a incorporarse a esas nuevas estructuras nacionales (Terán, 1987).

Box 2: Malthus y el crecimiento demográfico. *Sin embargo, es interesante mencionar que esas concepciones, acerca de cómo evitar el crecimiento descontrolado de las poblaciones humanas tuvieron su expresión tempranamente, antes que Malthus las propalara. En el año 1767, Brückner ya admitía la lucha por la existencia entre los sujetos, para eliminar a los inadaptados y a los débiles (Ver el prólogo del libro de Malthus, 1945).*
Además, Malthus estaba preocupado por el crecimiento de la población de América (referida a EEUU), porque había duplicado su tamaño en 25 años y proponía como solución acorralar a los indígenas en el interior de la tierra, "hasta que su raza se extinga". (Lo que está entre comillas es nuestro). Continúa diciendo que estas consideraciones deben aplicarse a toda región del mundo en que el suelo este cultivado de manera imperfecta. "No es posible admitir la destrucción y exterminio de la mayor parte de los habitantes de Asia y África; pero también sería empresa ardua y duradera, y de éxito aleatorio, el civilizar las diversas tribus de tártaros y negros o el encaminar su industria (Malthus, 1945). Como puede observarse, en este párrafo Malthus duda entre estas dos alternativas, aunque ambas parecen de difícil aplicabilidad y éticamente insostenibles.
La ideología de Malthus respondía a los intereses de la clase dominante de su época y como fiel intérprete de ella estaba realmente preocupado por la crisis que generaba el aumento de la población. Para él ésta sería la causa de los conflictos y no la mala distribución de la riqueza que generaba la pobreza en la población inglesa, y temía una salida revolucionaria como la de Francia en 1789 (para más información sobre este tema ver la parte introductoria del libro de Malthus).

Esos sectores eran, obviamente, los pueblos originarios estigmatizados como razas inferiores, tanto a nivel biológico como cultural, y por lo tanto incapaces de acomodarse a esa modernidad. Siguiendo ese pensamiento, el autor venezolano César Zumeta (1860-1955) comenta en su libro "El Continente Enfermo", que el retraso o las frustraciones modernizantes de países como México, Bolivia o Perú se debe al elevado componente nativo de sus poblaciones. A su vez, Alcides Arguedas (1879-1946) publica un libro sobre Bolivia que denomina "Pueblo Enfermo", en el cual sostiene que ese país esta condenado a una decadencia irrefrenable por su legado genético indígena, absolutamente impermeable a los impulsos modernizantes. Por otra parte, Alberdi (1810-1884) consideraba que América Latina está dividida en dos fracciones, "los indígenas, es decir, los salvajes y los que hemos nacido en América que hablamos el español y creemos en Cristo y no en Pillán, el dios de los indígenas". A su vez, Sarmiento

(1811-1888) agregaba que a la barbarie debe incluirse, además de los indígenas, al negro, al español y al mestizo, razas que están fuera de la civilización y ajenas al progreso (Zea, 1980). Para el logro de ese objetivo, es decir, el progreso, debía crearse en América Latina un sistema educativo que supere los hábitos y costumbres retrógradas impuestas por la Colonia, particularmente, las improntas negativas generadas por el clero. Benjamín Constant (1836-1891) en Brasil y los mexicanos Justo Sierra (1848- 1912) y José María Luis Mora (1794-1850) tenían ideas similares para llegar al progreso, mediante la educación, y lograr la emancipación mental frente al poder político de la Colonia. Este último autor sostenía que había que pasar del orden colonial heredado al orden industrial o positivo (Zea, 1980). Para concretar esa industrialización había que desarrollar una burguesía siguiendo los modelos de Estados Unidos y Europa. Estas posiciones eran sostenidas en Venezuela por Adolfo Ernst (1832-1899) y Rafael Villavicencio (1832-1920). En Ecuador, en cambio, se coincidía con las ideas de Sarmiento, seguidas por los spencerianos Juan Agustín Garcia (1862-1923) y José Ramos Mejía (1849-1914), de apoyar a una oligarquía con ideas liberales y positivistas que mediante la educación y la inmigración civilizadora europea permitiera alcanzar esos objetivos (Zea,1980).

Box 3. El positivismo. *El creador del positivismo fue Auguste Comte (1798-1857) quien sostenía que "el carácter fundamental de la filosofía positivista consiste en considerar todos los fenómenos como sujetos a leyes naturales invariables. La explicación de los hechos, reducida a sus términos reales, no será en adelante otra cosa que la coordinación establecida entre los diversos fenómenos particulares y algunos hechos generales, que las diversas ciencias han de limitar al menor número posible" Comte (1981[1830]). Las dos ideas básicas de la filosofía positivista fueron sintetizadas por José Manuel Revuelta en el prólogo del libro de Comte, la primera de ellas se refiere a la necesidad de "organizar a las ciencias en una gran escala enciclopédica" y la segunda a la de apuntar a la "reorganización de la sociedad partiendo de los resultados de una sociología, al fin positiva" (Comte, 1981[1830]). Para Comte hay tres métodos de filosofar que se excluyen mutuamente: el teológico, el metafísico y el positivismo. El primero intenta explicar los fenómenos por acción de agentes sobrenaturales, en el segundo el razonamiento adquiere mucha extensión, pero persiste en una exagerada parte especulativa y en una pertinaz tendencia a argumentar en lugar de observar (Comte, 1980 [1844]). El positivismo, en cambio, se dedica a "descubrir, con el uso bien combinado del razonamiento y de la observación, sus leyes efectivas, es decir sus relaciones invariables de sucesión y de similitud. (Comte, 1981[1830]).*

En definitiva, con diversas expresiones las concepciones positivistas se expresaron en toda Latinoamérica. Esas contribuciones, entre otras, fueron realizadas por Jorge Lagarrigue en Chile (1854-1894), Pereira Barreto en Brasil (1840-1923), Gabino Barreda (1818-1923) en México, Javier Prado y Ugarteche (1871-1921) y Mariano Cornejo (1866-1942) en Perú. Sin embargo, al interior del positivismo, ese pensamiento no era unívoco. Por ejemplo, positivistas mexicanos que, también, veían al indígena como un elemento negativo, consideraban que al fusionarse con una "raza superior" se convertían en un factor positivo, dando lugar al mestizo que es el componente dinámico de nuestra historia, en referencia a México (Zea, 1980). Además, González Prada (1844-1918) afirmaba que no había razas inferiores, sino razas que habían sido sometidas a la esclavitud y a las que se les había negado humanidad y que no había que eliminarlos sino incorporarlos a la nación mediante la educación, y añadía que "la redención tendría que partir de él mismo, nada puede esperar de redentores extraños que sólo lo aprovecharon en su beneficio" (Zea, 1980).

Box 4. La sociedad según Spencer. *Spencer tenía una concepción extremadamente biologicista de la sociedad. Consideraba que el Estado no debía intervenir en la sociedad y dejar a ésta a la libre acción de la selección natural. Para Spencer "el progreso orgánico consiste en el tránsito de lo homogéneo a lo heterogéneo, es decir, de lo simple a lo complejo, mediante sucesivas diferenciaciones. Con esta definición Spencer trata de demostrar que la ley del progreso orgánico, es la ley de todo progreso, como las que se producen en la naturaleza, en las instituciones políticas, científicas, artísticas y en toda otra manifestación humana" (Spencer, 1904).*

Siguiendo ese pensamiento Spencer llega a la conclusión que entre los mamíferos los marsupiales serían los que ocupan el lugar inferior en la escala de esa Clase, mientras el más elevado y reciente es el hombre. Señala que "es innegable que, desde el período que la tierra fue poblada, ha crecido en heterogeneidad el organismo humano entre los grupos civilizados de la especie, así como también que la heterogeneidad de esta última, considerada como un todo, ha aumentado por virtud de la multiplicación de las razas y de la diferenciación de éstas entre si". Plantea que hay una diferencia entre las razas en el desarrollo relativo de los miembros. Ejemplifica mencionando que los Papúas tienen las piernas sumamente cortas y los brazos y el cuerpo bien desarrollados, recordando a los cuadrumanos, por el contrario entre los europeos es muy visible la mayor longitud y robustez de las piernas, presentando entonces una mayor heterogeneidad entre estas extremidades y las superiores. También señalaba las diferencias que hay entre el desarrollo de los huesos del cráneo y los de la cara entre el hombre civilizado y el salvaje (Spencer, 1904).

Por otra parte, países del Caribe como Cuba, Puerto Rico y Santo Domingo todavía permanecían, en esa época, bajo el yugo colonial europeo. Sin embargo, en Cuba, José Antonio Caballero (1765-1835),

Félix Varela (1788-1853), José Antonio Saco (1797-1879) y José de la Luz Caballero (1800-1862) y Eugenio María de Hoyos (1839-1903) en Puerto Rico, estaban elaborando propuestas para oponerse a la opresión de la Colonia inspirados en la experiencia de liberación de los otros países del continente. Hoyos también se opondrá más adelante a los antillanos que creían que la solución es la anexión de sus tierras al nuevo colonialismo de Estados Unidos. En Cuba, heredero de esa tradición fue Enrique José Varona (1849-1933), quien manifestaba que primero había que liberarse de las cadenas mentales y luego de las políticas, porque consideraba que la liberación de los pueblos hispanoamericanos fue una revolución política realizada por una sola clase de la población, una nueva oligarquía que reemplazaba a la impuesta por España. Varona decía que "nada cambia en estos pueblos: la mano servil continúa en la servidumbre, en la miseria, en la abyección. Los mismos instrumentos de opresión siguen aplastándola" (Zea, 1980). Es importante mencionar estas significativas palabras de Varona, porque, justamente fueron las oligarquías vernáculas y sus ejércitos, las que continuaron las políticas iniciadas por los conquistadores europeos.

En síntesis, hasta ahora hemos visto cómo el racismo se va construyendo a partir de estigmatizar al "Otro" mediante la creación de estereotipos mitológicos u otro tipo de invenciones como los llamados monstruos morfológicos y culturales y la exposición de hombres "exóticos" en zoológicos humanos. Esta creación de la "otredad" desarrollada por los colonialistas europeos, les permitió justificar la apropiación de las riquezas y el genocidio de los pueblos originarios de América.

A su vez, el positivismo que jugo un rol destacado contra las concepciones teológicas y metafísicas, que se habían constituido en un obstáculo para el desarrollo del pensamiento científico y el progreso fue, paradójicamente, el sustento teórico de las ideas racistas y xenófobas, que contribuyeron a estigmatizar a los pueblos nativos de América y favorecer las políticas de discriminación que aún persisten en nuestro continente. Esa discriminación se basó y se basa en la supuesta existencia de razas y en la superioridad de unas sobre otras, tanto en lo biológico como en lo cultural. Para responder a esas concepciones emplearemos la información proporcionada por la genética de poblaciones. No obstante, antes de comenzar a analizar esos temas, consideramos necesario conocer y discutir las diferentes definiciones del concepto de raza, el origen del término y las clasificaciones de la especie humana basadas en rasgos morfológicos y genéticos.

5. RAZA. DEFINICIONES. CRÍTICAS.

Los enunciados sobre el concepto de raza han variado de acuerdo a las concepciones teóricas de los investigadores, de los paradigmas predominantes de la época en que se formularon y de los rasgos morfológicos y/o genéticos que se emplearon para su definición. En general, se consideró que la raza esta constituida por individuos que comparten determinados rasgos que difieren de los existentes en otros conjuntos humanos, que se transmiten de generación en generación y que se mantienen estables en el tiempo y en el espacio. Para cumplir con esos requisitos era necesario admitir, también, la existencia de cruzamientos estrictamente endogámicos. Estas ideas respondían a las concepciones tipológicas que predominaron durante gran parte del siglo XIX y XX, tanto en Latinoamérica como en Europa.

Más recientemente, Luca y Francesco Cavalli Sforza (1999) siguiendo el diccionario etimológico de Cortelazzo y Zolli, definieron a la raza como "...un conjunto de individuos de una especie animal o vegetal que se diferencian de otros grupos de la misma especie en uno o más caracteres constantes y transmisibles a la descendencia". Dobzhansky (1955) desde una perspectiva genética consideró a la raza como una población que difiere de todas las demás en la frecuencia de sus genes. Una definición similar a la de Dobzhansky es la propuesta por Mayr (1978), quien las define como "Poblaciones variables que difieren de otras análogas, de la misma especie, por sus valores medios y por la frecuencia de ciertos caracteres y genes" . En esta enunciación el autor parece equiparar ambos conceptos: raza y población. Morner (1969) propuso que dicho concepto debe reservarse para designar a cada una de las grandes divisiones de la humanidad, cuyos miembros comparten ciertos rasgos fenotípicos y la frecuencia de determinados genes. Sin embargo, el autor dudaba de la posibilidad de establecer clasificaciones raciales, debido a que el mestizaje logró que las distinciones raciales sean de carácter vago.

Una de las primeras críticas al concepto de raza fue formulada por Darwin, quien consideraba que era difícil encontrar características distintivas evidentes entre ellas, ya que estas no son discontinuas. Darwin había observado que ciertos autores planteaban diferencias acerca del número de razas: Jacquinot y Kant (4), Blumenbach (5), Buffon (6), Hunter (7), Aggassiz (8), Pikering (11), Boris Saint Vincent (15), Desmoulins (16), Morton (22), Crawfurd (60), Burke (63), y a partir de esa observación concluyó que "esa diversidad de pareceres……demuestra que [las razas] están en gradación continua, siendo casi imposible distinguir entre ellas caracteres distintivos bien determinados" (Darwin, 1939 [1871]). Además, añadía que "Aunque las razas humanas actuales, difieren bajo muchos aspectos, tales como el color, los cabellos, la forma del cráneo, las proporciones del cuerpo, etc., si se las considera en el conjunto de la organización, se ve que se parecen en alto grado por una multitud de puntos" (Darwin, 1939 [1871]). Sostenía que estas variaciones morfológicas

podrían explicarse en parte por la acción de la selección sexual y con respecto a la capacidad cognitiva mencionaba que “las razas diversas tienen fuerzas inventivas y mentales parecidas” (Darwin, 1939 [1871]).

En la actualidad, o más específicamente a partir de los años ’60 del siglo pasado, se aceptó, en general, que no hay posibilidad de establecer categorías discretas en la especie humana, porque tanto los rasgos físicos como genéticos se encuentran distribuidos en gradaciones geográficas llamadas clinas. Casi todos estos rasgos no co-varían y son discordantes, lo cual llevó a Livingstone (1962) a plantear que “no hay razas, sino sólo clinas”. Por ejemplo, si seguimos un criterio tipológico y partimos de la base que los grupos subsaharianos se caracterizan por tener pelos ensortijados y negros, labios evertidos, piel negra, nariz achatada, cierto prognatismo, particulares marcadores genéticos, etc., vemos que, cuando analizamos las distintas poblaciones que las componen, no todos esos caracteres varían en concordancia

6. ORIGEN DEL TÉRMINO RAZA. CLASIFICACIONES RACIALES.

Con respecto al origen del término, se discute si el mismo proviene del latín *generatio* o de *ratio* en el sentido de naturaleza, cualidad, casta o calidad del origen o linaje. (Luca y Francesco Cavalli Sforza, 1999). En la antigüedad griega, a los grupos humanos que poseían una cultura y religión diferente se los designaban empleando el término “ethnos” que significaba “los gentiles”, “los paganos”: (ta éthne). Ethnos viene del griego “etho” que quiere decir: acostumbrar, y el participio “éthon” que significa “según su costumbre”. Por lo tanto, se concluye que los diferentes “ethnos”, se diferenciaban por sus costumbres. Además, utilizaban el término “bárbaros” para referirse al extranjero, sin considerar sus condiciones culturales, raciales o religiosas (Larrain, 1993).

Los egipcios, los fenicios, los griegos y, posteriormente, los romanos observaron la existencia de variaciones fenotípicas entre los habitantes de los países del Mediterráneo, Asia y África Subsahariana. Sin embargo, no utilizaron la categoría de raza para caracterizarlos. Este concepto se halla, también ausente en la tradición judeo-cristiana, que empleaba los términos “bárbaros” o “infieles” para referirse a otros pueblos. No se sabe con exactitud cuándo comenzó a utilizarse dicho término, algunos autores consideran que el origen de la palabra data probablemente del siglo XV, mientras que otros sostienen que puede ser anterior a esa fecha. Sí hay coincidencias en que el concepto de raza acompañó a la expansión colonial europea y que Buffon lo empleó por primera vez en la literatura científica en Francia, en el año 1749 (Malgesini y Giménez, 2000). Sin embargo, es llamativo que dicha categoría no haya sido incorporada por Carl von Linneo (1707-1778) en su Systema Naturae, que fue la primera clasificación del mundo natural, publicada en el año 1735. Linneo dividió al mundo natural en tres reinos: Reino Animal (Regnum animale), Reino Vegetal (Regnum vegetabile) y Reino Mineral (Regnum lapideumen). Dentro del Reino Animal colocó a los seres

humanos junto con otros primates. En su décima edición del año 1758 incorporó la nomenclatura binomial que consistió en definir a las especies con dos nombres, el primero designaba al género y el segundo a la especie, en el caso del hombre empleó la palabra Homo para definir al género y variedades para referirse a las variaciones fenotípicas observadas en los grupos humanos, pero no introdujo el concepto de raza. En esta clasificación Linneo consideró que había cinco variedades humanas. A una de ellas la denominó Homo sapiens mosntruosus, que comprendía a las personas afectadas por enfermedades congénitas. Para las otras cuatro tuvo en cuenta la coloración de la piel y la distribución geográfica de las poblaciones y las denominó: Homo europeus, Homo americanus, Homo asiaticus y Homo afer. En conclusión, aún a mediados del siglo XVIII la categoría raza no formó parte de lo que fue la primera clasificación del mundo natural (Marks, 1997). Más tarde, dicha categoría fue empleada en la clasificación racial elaborada por el naturalista Johann Friedrich Blumembach (1752-1840) en 1776, quien dividió a la humanidad en cinco razas, según la coloración de la piel: Caucásica o Blanca, Mongólica o Amarilla, Etíope o Negra, Americana o Roja y Malaya o Parda. Como se puede observar, Blumenbach, considerado el padre de la antropología biológica, enfatiza para esta sistematización las regiones geográficas de origen de las poblaciones humanas.

Es interesante señalar que tanto en la clasificación de Linneo como en la de Blumenbach, la cultura tuvo una importante influencia a la hora de establecer algunas de las categorías taxonómicas. Linneo definió a la clase mamífero por ser la lactancia una de las características que todos sus miembros compartían, pero la decisión de introducir esa categoría fue política, porque la idea que Linneo defendía era que la función natural de las madres es la alimentación de sus propios hijos y no la de enviarlos al campo, como hacían muchos ricos y burgueses, para que sean amamantados por nodrizas, hecho que había comenzado a ser criticado en esa época y que, por lo tanto, debía ser revertido (Marks, 1997). A su vez, la variedad caucásica fue tomada por Blumenbach del Monte Cáucaso, especialmente de su vertiente sur porque consideraba que era la raza de hombres más hermosa y con alta probabilidad las formas originales de la humanidad (Gould, 1994). Más adelante, el primero en utilizar medidas craneométricas para la elaboración de su clasificación racial fue Anders Retzius en 1840. Posteriormente, estos estudios, en base a esos criterios, continuaron realizándose hasta mediados del siglo XX.

Sin embargo, el número de razas estimadas variaban, según los autores, de 3 a 200 o más. Esa variabilidad numérica indicaba las dificultades existentes para definirlas. No obstante, puede argumentarse que los caracteres empleados para determinarlas, al ser de variación continua, no serían adecuados para demostrar eventuales segregaciones entre las poblaciones.

En las primeras décadas del siglo XX comenzaron a desarrollarse investigaciones genético-

serológicas que tuvieron un fuerte impacto en los estudios raciológicos. Los grupos sanguíneos se habían constituido en una herramienta sumamente útil para la sistematización racial, dado que permanecen estables durante la vida de sus portadores, se transmiten siguiendo las leyes mendelianas, no se modifican por la acción de factores medioambientales como los rasgos morfológicos y tienen una distribución diferencial entre las poblaciones. Debido a ello, las variaciones observadas entre los grupos humanos, tanto a nivel regional como continental, podrían atribuirse a diferencias de carácter racial. La primera clasificación racial de la especie humana, mediante la utilización de marcadores grupales sanguíneos, fue realizada por el inmunólogo Boyd en el año 1950 quien siguió para su elaboración, al igual que otros investigadores, un criterio geográfico, dividiendo a la humanidad en seis grupos raciales continentales: 1) grupo europeo primitivo (hipotético), 2) grupo europeo caucasoide, 3) grupo africano (negroide), 4) grupo asiático (mongoloide), 5) grupo amerindio y 6) grupo australoide (Boyd, 1952). Sin embargo, con la utilización de estos marcadores genético-serológicos y posteriormente con los provenientes de la biología molecular introducidos a mediados de la década de 1980, tampoco fue posible delimitar a las poblaciones humanas en entidades particulares. Por consiguiente, el grado de incertidumbre que habían alcanzado las sistematizaciones raciales en base a rasgos morfológicos continuó existiendo hasta la actualidad, a pesar de la incorporación de esas modernas herramientas técnico-metodológicas.

Estos resultados son indicativos de que el problema no es de naturaleza técnico-metodológica, sino teórico-conceptual, porque lo que se intenta discriminar, las razas humanas, no es asequible por no tener estas una existencia biológica real.

7. RAZAS O POBLACIONES HUMANAS

Si admitimos que las razas humanas no tienen una existencia biológica real, sino que son construcciones sociales determinadas históricamente, ¿qué término deberíamos utilizar para su reemplazo? De acuerdo con Marks (1997), consideramos que el concepto de raza es un problema conceptual no semántico, entendiendo que no se puede resolver esta cuestión reemplazando dicho concepto por el de “región étnica”, como figuraba en la leyenda de la cubierta de “Historia y Geografía de los Genes Humanos”, del Proyecto Genoma Humano. Etnia es un término de origen cultural y una etnia puede estar constituida por personas originarias de la misma o de distintas regiones geográficas y, también, por individuos que pertenecientes a un grupo étnico determinado se adscriben a otro voluntariamente, como sucede en países que han recibido un importante número de inmigrantes como, por ejemplo, la Argentina, Brasil y Estados Unidos, entre otros. Estos grupos humanos conforman poblaciones más o menos endogámicas o

exogámicas y pueden presentar características particulares que las diferencian de otras, de conformidad a las pautas culturales y a la historia demográfica de las mismas.

En base a estas apreciaciones el concepto de población sería el más adecuado para reemplazar al de raza, porque es en las poblaciones donde operan los factores microevolutivos como las mutaciones, la selección natural, la deriva genética y el flujo génico, que originan cambios direccionales o azarosos, dependiendo de la estructura demográfica-genética de las mismas. Las variaciones observables no se deben entonces a diferencias raciales sino que son consecuencia del accionar de dichos factores que modifican, tanto en el tiempo como en el espacio, la composición genética de los grupos humanos. En la actualidad los antropólogos biólogos aceptan, en general, que la especie humana se encuentra organizada en poblaciones locales, que estas entidades reales constituyen las unidades operativas de estudio, que no son estáticas sino que varían espacial y temporalmente, que entre ellas existen relaciones de parentesco susceptibles de ser estimadas y que la evolución se produce por selección, deriva genética y migración (Carnese et al.1991-1992).

8. QUÉ NOS DICEN LOS ESTUDIOS GENETICO POBLACIONALES SOBRE LAS RAZAS HUMANAS

Los primeros estudios genético-poblacionales se basaron en la determinación de los grupos sanguíneos, enzimas eritrocitarias y séricas y su distribución en distintas poblaciones del mundo. A partir de esa información Lewontin (1984) analizó la diversidad genética total de la especie humana y comprobó que el 85% corresponde a variación entre individuos en el interior de una nación o tribu y que el resto de la variación se reparte uniformemente entre las que existen entre naciones dentro de una misma raza y la que se da entre razas principales. Este trabajo fue un hito en la historia de la genética de poblaciones porque demostró que la variabilidad genética intrapoblacional explicaba la mayor parte de la variación genética de la especie y, por lo tanto, cuestionaba la posibilidad de dividir a la humanidad en entidades discretas (Tabla 1).

Tabla 1: Proporción de la diversidad genética aportada al seno de poblaciones y razas y a la diversidad entre las mismas.

	Proporción			
Gen	Dentro de la especie	Dentro de las poblaciones	En razas entre poblaciones	Entre razas
Hp	0,994	0,893	0,051	0,056
Ag	0,994	0,834	--	
Lp	0,639	0,939	--	
Xm	0,869	0,997	--	
Ap	0,989	0,927	0,062	0,011
6PGD	0,327	0,875	0,058	0,067
PGM	0,758	0,942	0,033	0,025
Ak	0,184	0,848	0,021	0,131
Kidd	0,977	0,741	0,211	0,048
Duffy	0,938	0,636	0,105	0,259
Lewis	0,994	0,966	0,032	0,002
Kell	0,189	0,901	0,073	0,026
Lutheran	0,153	0,694	0,214	0,092
P	1,000	0,949	0,029	0,022
MNS	1,746	0,911	0,041	0,048
Rh	1,900	0,674	0,073	0,253
ABO	1,241	0,907	0,063	0,030
Media		***0,854***	***0,083***	***0,063***

Fuente: Lewontin R. (1984) La diversidad humana. Barcelona: Prensa Científica

Más adelante, con el aporte de la biología molecular, a través del análisis de marcadores genéticos uni y biparentales se llegó a obtener resultados similares a los obtenidos con los marcadores serológicos (ver Barbujani, 2005). Además, el conocimiento del genoma humano permitió demostrar que la especie humana comparte el 99.9% de sus genomas, por consiguiente, nuestras diferencias son sólo del 0.1%. Pero el 86-90% de ese 0.1% es la diversidad genética que existe entre los miembros de una misma población, mientras que el 10-14% restante es la diferencia que se da entre las poblaciones que habitan en un mismo continente (4%) o en diferentes continentes (10%). Por lo tanto, la divergencia que presentan los grupos humanos a nivel intercontinental es el 10% de ese 0.1%, es decir, 0.01%. Si admitimos que existen 2.5 billones de sitios nucleotídicos, las diferencias implican a sólo 250.000 de esos sitios. (Barbujani, 2005).

Cabría preguntarnos ¿por qué las diferencias genéticas entre las poblaciones humanas no son suficientes como para poder detectar discontinuidades significativas entre ellas? La respuesta a esa pregunta merece algunos comentarios. Por una parte, nuestra especie *Homo sapiens* desciende de una población que emigró de Africa hace aproximadamente 70.000-60.000 años, tiempo muy escaso para que la humanidad se

diferencie en entidades discretas, raciales. Por la otra, una de las características principales que la distingue es su gran capacidad migratoria que facilitó el flujo génico entre las distintas poblaciones que la componen. Seguramente es por esas razones que compartimos la casi totalidad de nuestros polimorfismo genéticos.

9. ¿POR QUÉ PESE A SER CUESTIONADO, EL CONCEPTO DE RAZA SE SIGUE UTILIZANDO EN ALGUNAS INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS?

Tanto el concepto de raza como el de etnicidad siguen empleándose en diversas disciplinas científicas como, por ejemplo, la antropología médica, la antropología forense y otras ciencias de la salud. En un trabajo reciente Gravlee y Sweet (2008) analizaron, entre los años 1977-2002, el porcentaje de artículos que usan los conceptos de raza y etnicidad en las disciplinas biomédicas, tanto en Estados Unidos como en otras regiones del mundo. En EEUU el empleo conjunto de raza y etnicidad, de solo etnicidad y de solo raza se observó en el 19.1%, 19.1% y 7.6%, respectivamente, mientras que en las otras regiones esos valores en el mismo orden fueron del 4%, 18.5% y 2.8%. Asimismo, estos autores comentan que en el 74% de los artículos publicados en la revista American Journal of Epidemiology (período 1996-1999), se emplearon los términos raza y etnicidad.

Algunos autores como González Burchard et. al (2003) y Rich et al. (2007) consideran que en epidemiología y en investigaciones clínicas la utilización de las categorías de raza y etnia es útil para generar y explorar hipótesis acerca de factores de riesgos genéticos y ambientales. Se basan en la existencia de diferencias genéticas entre las poblaciones a nivel continental, que validan los estudios epidemiológicos y la búsqueda de genes “raza específicos”. En esos estudios es usada a menudo la clasificación del Censo de EEUU del año 2000, que incluye cinco grupos: afroamericanos, blancos, asiáticos, nativos de Hawai o de otras islas del Pacífico y nativos americanos o de Alaska.

Por el contrario, para Cooper et al. (2003) esas apreciaciones son controversiales, porque la clasificación de personas en concordancia con los grupos continentales depende del efecto acumulativo de diferencias menores en la frecuencia de alelos comunes y en parte por el efecto de alelos específicos de poblaciones. En ninguno de los casos tales diferencias tienen importancia para rasgos que son importantes para la salud. Es poco probable que los alelos de microsatélites específicos de poblaciones sean funcionales, ellos simplemente ayudan a verificar el origen geográfico de las ancestrías de las personas. Además, remarcan que los genetistas de poblaciones han demostrado que la mayor cantidad de variación genética se expresa dentro (90-95%) y no entre poblaciones continentales (ver arriba). Por lo tanto, la variación es continua y discordante con la raza, la variación a nivel continental es muy limitada y no hay evidencia que la

unidad de interés para la genética médica se corresponda con la raza.

No vamos a discutir en este apartado estas cuestiones porque merecerían un nuevo capítulo, solo queremos señalar que, en general, en dichas investigaciones se emplea la coloración de la piel para caracterizar a las razas humanas, sabiendo que es un carácter adaptativo, de variación continua y un pobre predictor de ancestrías.

En relación con esta temática nos parece interesante comentar los resultados obtenidos en dos investigaciones, una realizada en una escuela secundaria de Río de Janeiro, Brasil y la otra en poblaciones de diferentes regiones de la Argentina. La investigación en Brasil fue llevada a cabo por un equipo interdisciplinario de antropólogos, sociólogos y genetistas y tuvo como objetivo evaluar hasta que punto la percepción y la comprensión de la variación genética humana están influidos por la construcción cultural y política de la identidad basada en la raza y en el color de la piel. Para el desarrollo de este estudio los investigadores le propusieron a los estudiantes que se auto-clasifiquen de acuerdo al color/raza mediante una estimación porcentual de sus ancestrías: europea, africana e indígena. Luego fueron hetero-clasificados mediante fotografías. Posteriormente, se contrastaron tanto la autopercepción como la hetero-clasificación con las ancestrías genómicas, determinadas mediante el análisis de 40 polimorfismos bialélicos (INDELS). Los resultados de las ancestrías genómicas fueron muy diferentes a las de la autopercepción y heteroclasificación. Así por ejemplo, los valores medios de los estudiantes que se auto-clasificaron como blancos, estimaban que tenían un 61.8% de ascendencia europea, 17.1% africana y 21.1% amerindia. Esos datos coincidieron, en general, con los obtenidos a partir de la heteroclasificación, pero difirieron marcadamente con los de las ancestrías genómicas: 88.7%, 7.2% y 4.1%, respectivamente. Similares discordancias fueron observadas entre la auto-hetero-clasificación respecto de la ancestrías genómicas en los otros casos, cuando los estudiantes se autoclasificaban como pardos o negros (Ventura Santos et al. 2009). Esta investigación demuestra la baja correspondencia entre color/raza y ancestría genómica y nos indica que la coloración de la piel es un pobre predictor para la determinación de las diferentes ancestrías.

A diferencia del trabajo realizado en Brasil, en la Argentina el estudio se realizó en muestras poblacionales de cuatro regiones del país: noroeste, noreste, centro y sur. Se determinaron 99 marcadores genéticos informativos de ancestrías. Mediante encuestas genealógicas se evaluó el origen geográfico de los ancestros de los individuos que participaron en el estudio. Se pudo comprobar que más del 90% de las personas presentaron dos o tres ancestrías, entre ellas la africana, a pesar que en esa muestra no había fenotipos subsaharianos identificables por la coloración de su piel (Avena et al. 2012).

Estos estudios, más otros que se están desarrollando en distintas regiones del mundo, demuestran

la presencia de un elevado grado de mestizaje en los grupos humanos. Este proceso se ha dado desde los albores de la humanidad y es uno de los factores microevolutivos que conspira contra los intentos de dividir a nuestra especie en razas humanas.

En conclusión, creemos, en coincidencia con otros autores, que las razas humanas no existen como realidad biológica, sino que son construcciones sociales históricamente determinadas. Sin embargo, la raza como valor simbólico está presente en el imaginario social y las diferencias fenotípicas, culturales y de clases sociales, a la que se les atribuye cierta carga valorativa, dan lugar a la generación de argumentos falaces para justificar la discriminación racial.

En las sociedades latinoamericanas actuales la ideología racista persiste adoptando distintas expresiones descalificadoras, particularmente, sobre los pueblos originarios y de afrodescendientes. Aunque, según Van Dijk (2011), el racismo se manifiesta de manera diferente que en Europa, pero es importado de ese continente por los colonizadores e inmigrantes europeos, reproducidos por varias generaciones de sus descendientes y posteriormente, también, por los mestizos. Este racismo es en principio anti-indígena y anti-africano y clasista porque está dirigido hacia la clase más pobre. Para Reding (2007) esa concepción subsiste porque el sistema de castas permanece en el imaginario de las sociedades y la ideología racista es inseparable del discurso clasista. La autora señala que desde el inicio de la Colonia se han presentado los caracteres físicos de las personas como forzosa e inevitablemente ligados a determinados estratos sociales. Esa ideología ha influido en distintas capas de las sociedades, aún, en los estratos populares y ha permeado, también, a gran parte de las instituciones educativas. En un reciente libro Van Dijk (2007) relata, junto con otros colaboradores, cómo en distintos países de nuestro continente los medios audiovisuales, incluido el cine, la prensa escrita, los libros didácticos, etc., han contribuido a mantener ese discurso racista.

Actualmente han surgido organismos gubernamentales en casi todos los países de Latinoamérica que condenan el racismo, así como también, organizaciones de pueblos originarios y de afrodescendientes que luchan contra esa ideología y están logrando el reconocimiento de importantes sectores de las poblaciones. Sin embargo, creemos, que la erradicación de las concepciones racistas requiere de cambios sustanciales en los distintos niveles educativos, desde la escuela primaria hasta las universidades, incorporando en los planes de estudio el tratamiento de esa temática.

AGRADECIMIENTOS

A Victoria Lois por la colaboración prestada en la preparación de este manuscrito. A los evaluadores, cuyas sugerencias permitieron mejorar el texto.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Alaminos A, López C, Santacreu O. 2010. Etnocentrismo, xenofobia y migraciones internacionales en una perspectiva comparada. Convergencia. Revista de Ciencias Sociales, Universidad Autónoma del Estado de México 53:91-124.

Amodio E. 1993. Formas de alteridad. Construcción y difusión de la imagen del indio americano en Europa durante el primer siglo de la conquista de América. Quito: Ed. ABYA-YALA.

Avena S, Via M, Ziv E, Pérez-Stable EJ, Gignoux C, Dejean C, Huntsman S, Torres-Mejía G, Dutil J, Matta JL, Beckman K, González Burchard E, Parolin ML, Goicoechea A, Acreche N, Boquet M, Rios Part MC, Fernández V, Rey J, Stern MC, Carnese FR, Fejerman L. 2012. Heterogeneity in genetic admixture across different regions of Argentina and implications for medical research. PLoS ONE 7(4): e34695.

Bancel N, Blanchard P, Lemaire S. 2000. Los Zoológicos Humanos de la República Colonial Francesa. Edición Cono Sur (Le Monde Diplomatique), 14: 22-24.

Barbujani G. 2005. Human Races: Classifying people vs understanding diversity. Curr Genomics 6(4) :215-226

Boyd WC. 1952. Génétique et Races Humaines. Paris: Payot.

Carnese FR, Cocilovo JA, Goicoechea AS. 1991-1992. Análisis histórico y estado actual de la Antropología Biológica en la Argentina. RUNA XX: 35:67.

Carnese FR, Pucciarelli HM. 2007. Investigaciones Antropobiológicas en Argentina, desde la década de 1930 hasta la actualidad. RELACIONES XXXII, 243-280.

Carreño G. 2008. El Pecado de Ser Otro. Análisis a Algunas Representaciones Monstruosas del Indígena Americano (Siglos XVI-XVIII). Revista Chilena de Antropología Visual. 12: 127-146.

Cavalli-Sforza L, Cavalli-Sforza F. 1999. ¿Quiénes Somos? Historia de la diversidad humana. Barcelona: Biblioteca de Bolsillo, Crítica.

Comas J. 1966. Manual de Antropología Física. México: Universidad Nacional Autónoma de México.

Comte A. 1980 (1844). Discurso sobre el Espíritu Positivo. Madrid: Alianza.

Comte A. 1981 (1830). Curso de Filosofía Positiva. Primera y Segunda Lecciones. Buenos Aires: Aguilar.

Cooper RS, Kaufman JS, Ward R. 2003. Race and genomics. N Engl J Med 348 (12):1166-1170.

Darwin C. 1939 [1871].El Origen del Hombre y la Selección en Relación al Sexo. Buenos Aires: Biblioteca Pluma de Oro.

Dobzhansky T. 1955. Evolution, genetics and man. New York: Wiley.

Fernández M. 1941. Viajes de Cristóbal Colón. Madrid: Espasa Calpe.

Glick TF. 1989. Darwin y el darwinismo en el Uruguay y en América Latina. Uruguay: Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República.

González Burchard E, Ziv E, Coyle N, Gomez SL, Tang H, Karter AJ, Mountain JL, Pérez-Stable EJ, Sheppard D, Risch N. 2003. The importante of race and ethnic background in biomedical research and clinical practice. New Eng J Med 348:1170-1175.

Gould SJ. 1994. The Geometer of Race. Discover. http://discovermagazine.com/1994/nov/thegeometerofrac441

Gravlee CC, Sweet E. 2008. Race, ethnicity, and racism in medical anthropology, 1977-2002. Med Anthropol Q 22(1):27-50.

Larrain HB. 1993 ¿Pueblo, Etnia o Nación? Hacía una Clarificación Antropológica de Conceptos Corporativos Aplicables a las Comunidades Indígenas. Revista de Ciencias Sociales (CI) 2:28-53. Universidad Arturo Prat. Chile.

Lewontin R, 1984. La diversidad humana. Barcelona: Prensa Científica. Editorial Labor, Barcelona, España.

Livingstone F. 1962. On the Non-Existence of Human Races. Curr Anthrop 3: 279-281.

Magasich-Airola J, De Beer JM. 2001. América Mágica. Mitos y Creencias en tiempos del descubrimiento del nuevo mundo. Santiago: LOM Ediciones.

Malgesini G, Giménez C. 2000. Guia de conceptos sobre migración, racismo e interculturalidad. Madrid: Catarata.

Malthus TR. 1945 (1789-1823, sexta edición). Ensayos sobre el principio de población. Buenos Aires: Intermundo.

Marks J. 1997. La Raza. Teoría Popular de la Herencia. Mundo Científico. 185: 1045- 1051.

Mayr E. 1978. La evolución. Investigación y Ciencia 26: 7-16.

Mörner M. 1969. La Mezcla de Razas en la Historia de América Latina. Buenos Aires: Editorial Paidos.

Piazza A. 1997. Un concepto sin fundamento biológico. Mundo Científico. 185: 1052-1056

Reding S. 2007. Diversidad y Racismo en América Latina. Latinoamérica 44 (México 2007/1): 157-179.

Risch N, Burchard E, Ziv E, Tang H. 2007. Categorization of humans in biomedical research: genes, race and disease. Genome Biol 3(7):1-12.

Rojas Mix M. 1992. América Imaginaria. Barcelona: Lumen.

Spencer H. 1904. Creación y Evolución. Valencia: F. Sempere y Compañía Editores.

Terán O. 1987. Positivismo y Nación en la Argentina. Buenos Aires: Puntosur Editores.

Van Dijk TA.2007. Racismo y discurso en América Latina. Barcelona: Gedisa.

Van Dijk TA. 2011. Las ropas nuevas del racismo. Revista de Divulgación Científica y Tecnológica de la Universidad Veracruzana. Vol. 24(2). http://www.uv.mx/cienciahombre/revistae/vol24num2/articulos/entrevista/

Ventura Santos R, Fry PH, Monteiro S, Chor Maio M, Rodrigues JC, Bastos-Rodrigues L, Pena SDJ. 2009. Color, race, and genomic ancestry in Brazil. Dialogues between anthropology and genetics. Curr Anthrop. 50(6):787-819.

Zea L. 1980. Pensamiento Positivista Latinoamericano. Caracas: Biblioteca Ayacucho.

CAPÍTULO 5. GENETICA: DE MENDEL AL CONOCIMIENTO DEL FUNCIONAMIENTO DEL GENOMA.

SILVIENE FABIANA DE OLIVEIRA[1] Y
ANA CAROLINA ARCANJO SILVA[2]

[1] Universidade de Brasilia. silviene.oliveira@gmail.com.
[2] Universidade de Brasilia. a.arcanjo@gmail.com.

1. LA INAUGURACIÓN DE LA GENÉTICA Y DE LA TEORÍA DE LA EVOLUCIÓN BIOLÓGICA

La historia de la genética comienza efectivamente a finales del siglo XIX con los trabajos de Mendel. Sin embargo, es en el siglo XX que la historia de la genética realmente se desarrolla. Esta historia puede dividirse en tres fases principales: 1. Principios de la herencia; 2. Conocimiento de las bases moleculares de la herencia; y 3. La genómica y sus derivaciones. Con la entrada del siglo XXI la Genética no detiene su marcha y continúa avanzando aceleradamente.

En este capítulo abordaremos de manera sucinta los principales conceptos de la genética con el objetivo de suministrar al futuro antropólogo las bases del conocimiento y el lenguaje apropiado para esta disciplina científica. Esto se debe a que la genética está absolutamente involucrada en todos los campos del conocimiento, en especial con la antropología biológica, biología, medicina, odontología, farmacia, entre otros; así como ha contribuido en otras áreas como la paleontología, arqueología y medicina forense.

a. PRINCIPIOS DE LA HERENCIA Y EVOLUCIÓN BIOLÓGICA

Johannes Mendel (20/07/1822 – 06/01/1884) nació en el antiguo Imperio austrohúngaro, donde hoy en día está localizada la República Checa. A los 25 años de edad, después de haberse ordenado como sacerdote, adoptó el nombre de Gregor Mendel. En el año de 1857, Mendel empezó su investigación con guisantes y frijoles. Como resultado de estas investigaciones, en 1865 presentó su trabajo sobre hibridación de plantas en la Sociedad de Naturalistas de Brno y en 1866 publicó sus resultados obteniendo poco impacto

en la comunidad científica (para leer el trabajo de Mendel completo, original en alemán y traducción al inglés, dirigirse a la página web - http://www.mendelweb.org/MWpaptoc.html.)

Mientras tanto, Charles Robert Darwin (12/02/1809 a 19/04/1882) escribió y publicó “El origen de las especies” (1859), obra que causó y sigue causando gran impacto en la comunidad científica y en toda la sociedad. Mendel tomó nota del trabajo de Darwin, pero no se tiene conocimiento si Darwin llegó a leer el estudio original de Mendel.

La teoría de la hibridación – la idea que un cruce híbrido entre especies diferentes podría dar origen a nuevas especies – era uno de los temas de controversia en el siglo XIX. En el siglo anterior, Carolus Linnaeus, a pesar de fijista, empezó a defender en sus trabajos finales que las plantas podrían hibridar y dar origen a nuevas especies. Mendel estaba totalmente inmerso en este debate y su obra con los guisantes estaba destinada a la investigación de la hibridación en especies de plantas. Sin embargo, su búsqueda generó la fundación de una nueva área del conocimiento: la genética.

b. El trabajo de Mendel

El trabajo de Mendel fue considerado por mucho tiempo como un ejemplo exitoso de la aplicación del método de investigación Aristotélico tradicional (método inductivo-deductivo). Sin embargo, sus experimentos fueron profundamente basados en estudios anteriores de hibridación en plantas y es posible que Mendel tuviese, aún antes de concluir sus experimentos, toda o casi toda su teoría ya lista.

La elección que Mendel hizo de los guisantes comestibles (*Pisum sativum*) como objeto de investigación fue esencial para el éxito de sus experimentos. La escogencia no fue algo accidental, sino un hecho planificado con criterio científico y lógico, lo que demuestra que la obra de Mendel es un buen ejemplo de la aplicación del método científico basado en hipótesis, como actualmente se utiliza en la mayoría de los trabajos científicos. La utilización de los guisantes comestibles también fue sustentada por los siguientes factores: disponibilidad de las semillas, cultivo de bajo costo que además ocupa poco espacio físico, tiempo de generación corto y producción abundante de descendencia. Aparte de esto, a pesar de que los guisantes son autógamos, el cruce direccionado puede ser realizado por cualquier persona, proceso conocido como polinización cruzada.

Además, el éxito del trabajo de Mendel se debe a los siguientes factores: 1. Análisis de una o dos características a la vez; 2. Planificación y control de los experimentos; 3. Los resultados obtenidos fueron registrados y analizados matemáticamente; 4. La elección del material de investigación fue adecuado para

el estudio del problema debido a que: (i) las plantas presentan características distintas y fácilmente distinguibles y se cruzan entre sí; (ii) los híbridos resultantes también son fértiles; (iii) facilidad en alcanzar protección de polinización no deseada; 5. Las predicciones fueran probadas en nuevas series de experimentos.

Mendel seleccionó siete características o rasgos para el análisis (Figura 1), siendo que cada uno de estos rasgos presenta dos posibilidades de expresión de fenotipo.

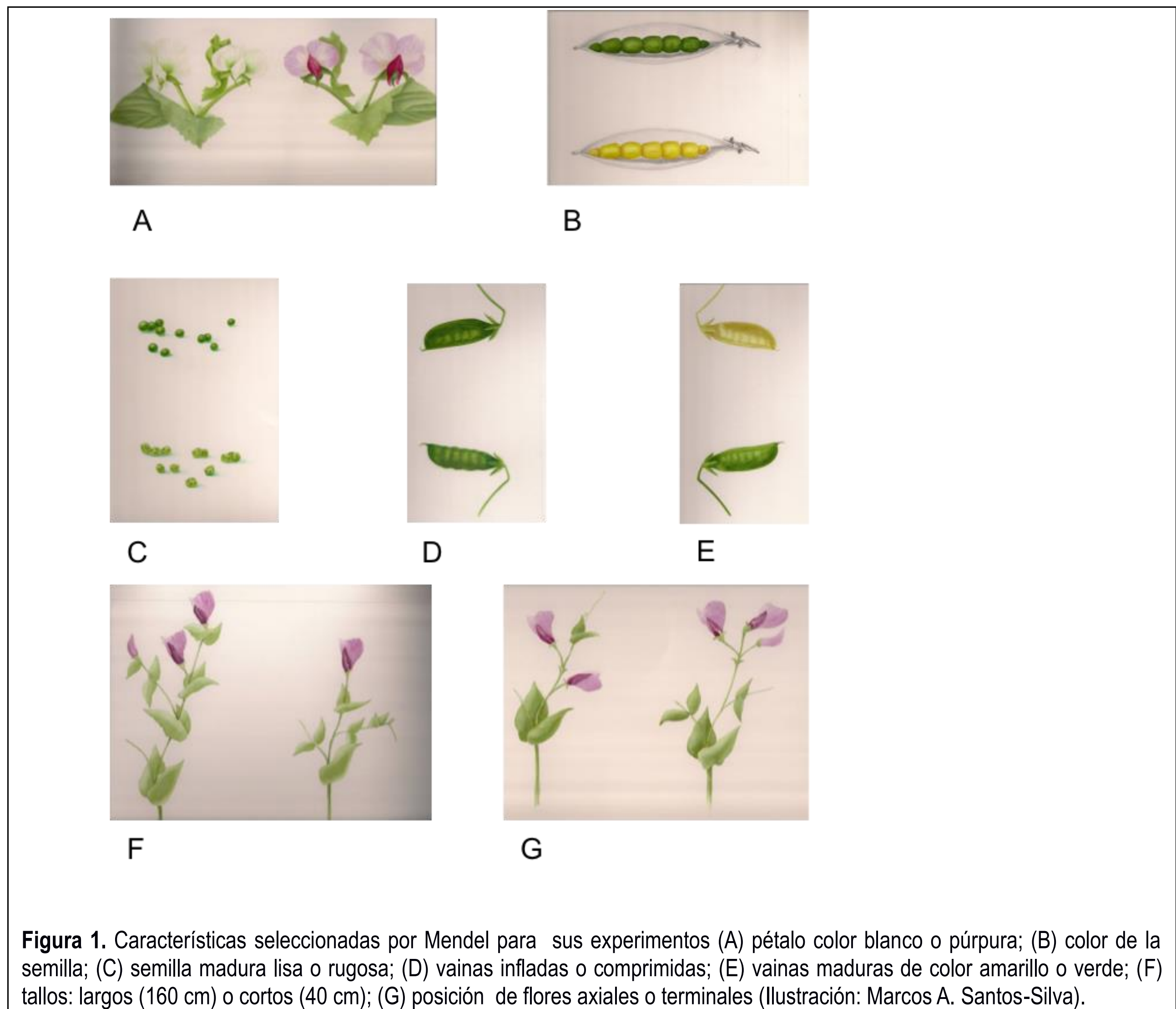


Figura 1. Características seleccionadas por Mendel para sus experimentos (A) pétalo color blanco o púrpura; (B) color de la semilla; (C) semilla madura lisa o rugosa; (D) vainas infladas o comprimidas; (E) vainas maduras de color amarillo o verde; (F) tallos: largos (160 cm) o cortos (40 cm); (G) posición de flores axiales o terminales (Ilustración: Marcos A. Santos-Silva).

i. El primer experimento de Mendel

Antes de iniciar sus experimentos, Mendel cultivó plantas parentales (P1) durante dos años para asegurarse de que eran razas puras. Luego llevó a cabo cruces monohíbridos, donde una única característica o rasgo fue evaluada a la vez. La pregunta inicial de Mendel fue la siguiente: cuando plantas de guisantes con dos formas diferentes para una misma característica son cruzadas, ¿cómo será la distribución de ese rasgo en la descendencia? Las siguientes posibilidades fueron consideradas: i-muestra

uno de los rasgos, ii- muestra los dos rasgos; o iii- presenta un rasgo intermediario. Buscando responder a esta pregunta, Mendel realizó el experimento ilustrado en la Figura 2.

Mendel observó que el sexo de la planta progenitora (P1) no interfiere en la descendencia producida. Además, Mendel notó que la descendencia obtenida a partir de plantas de raza pura con flores blancas y plantas de raza pura con flores púrpuras – la generación F1 (primera generación filial) - tendría una descendencia con flores 100% de color púrpura. En la segunda fase del experimento, Mendel permitió entonces que las flores F_1 se autopolinizaran, recolectó las semillas y las sembró la primavera siguiente. La descendencia obtenida de la autofecundación entre plantas F1, dio entonces origen a la generación F2 (segunda generación filial) que presentó flores tanto blancas como púrpuras (Figura 2). De esta forma, Mendel analizó la F2 contando cuantas plantas con flores de cada color fueron obtenidas, observando una proporción de 3: 1. Esto se considera el comienzo de la genética.

Conforme puede ser observado en la Figura 2, un individuo heterocigoto, aquí representado por "Aa" produce dos tipos de gametos, gametos con el alelo "A" y gametos con el alelo "a", ambos en la misma proporción. De esta forma, la proporción de cigotos y futuras plantas formadas con el alelo "A" en homocigoto es ½ x ½, o, ¼ o 25%. Así, la proporción de homocigotos "aa" también es 25%. Por otro lado, la proporción de heterocigotos es de ½ x ½, o sea, ¼ para "Aa" y ½ x ½, o, ¼ para "aA". Como no existe diferencia entre "Aa" e "aA" podemos sumar las proporciones y obtendremos ¼ + ¼, o sea, ½ o 50%. De esta forma, nos referimos a los genotipos como los alelos en los genomas de los individuos.

La proporción de los fenotipos (la expresión de los genotipos más el ambiente) en este caso en el cual existe dominancia completa, es diferente de la proporción de los genotipos. Tenemos entonces que el fenotipo de los individuos "AA" y de los "Aa" son iguales y las proporciones son sumadas. En el caso ilustrado en la Figura 2, la proporción de guisantes con flor púrpura es de ½ + ¼ = ¾ = 75% mientras que la proporción de plantas con flores blancas es de 25%.

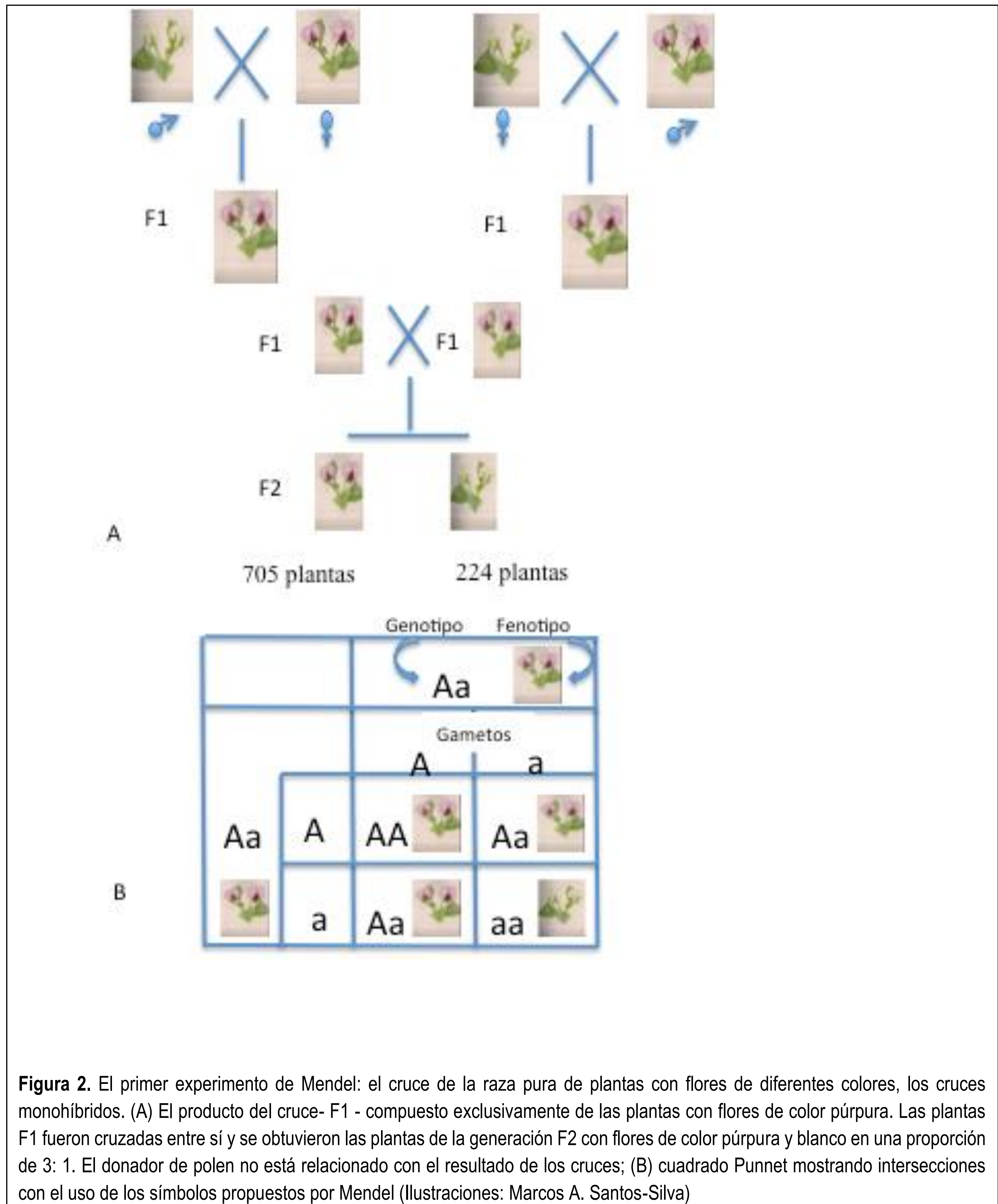


Figura 2. El primer experimento de Mendel: el cruce de la raza pura de plantas con flores de diferentes colores, los cruces monohíbridos. (A) El producto del cruce- F1 - compuesto exclusivamente de las plantas con flores de color púrpura. Las plantas F1 fueron cruzadas entre sí y se obtuvieron las plantas de la generación F2 con flores de color púrpura y blanco en una proporción de 3: 1. El donador de polen no está relacionado con el resultado de los cruces; (B) cuadrado Punnet mostrando intersecciones con el uso de los símbolos propuestos por Mendel (Ilustraciones: Marcos A. Santos-Silva)

Mendel concluyó con su primero experimento que, como decimos en el lenguaje actual: 1. Los determinantes hereditarios, hoy en día conocidos como genes, son de la naturaleza de partículas, pues él no observó la mezcla de fenotipos; 2. Cada planta presenta dos alelos para cada gen, considerando que los guisantes son diploides. A partir de sus resultados numéricos, Mendel propuso que las plantas presentan dos componentes para cada característica y que estos componentes se segregan igualmente en la formación del polen y del óvulo.

Después de la obra de Thomas Hunt Morgan con *Drosophila melanogaster*, que, entre otras contribuciones, propuso que los genes están localizados en los cromosomas, la primera interpretación para ese experimento es que el gen relacionado al color de flor, sea blanco o púrpura, no está situado en los cromosomas sexuales de los guisantes, sino en los cromosomas autosomas.

Por lo tanto, los experimentos de Mendel sugirieron que los alelos de un locus genético se segregan en la meiosis y, por fin, cada célula sexual recibe solamente un miembro de cada par de alelos. También llevaran a la conclusión que la unión de los gametos, provenientes de cada progenitor en la formación del cigoto, es aleatoria.

ii. Los alelos: dominantes y recesivos

Mendel propuso los términos dominante y recesivo para explicar por qué el fenotipo para la flor blanca no fue expresado en la generación F1, sin embargo, no explicó el mecanismo asociado con dicha falta de expressión. Hoy sabemos que por lo general el fenotipo recesivo representa la falta de expresión fenotípica por pérdida de la función de un gen en alguna etapa de la expresión, ya sea en la transcripción, en eventos antes de la transcripción, en la traducción o en eventos después de la traducción. Por otro lado, el término “dominante” es utilizado para referirse al fenotipo que se expresa aún en la presencia de una copia del gen mutado (Figura 3). Es importante resaltar que tanto el término dominante como recesivo se refieren a características del fenotipo y no del gen.

Las formas alternativas que encontramos para un dado gen o región genética en una dada especie son denominados alelos de aquel locus genético específico (Figura 3). El número de alelos, que son las formas alternativas de un dado gen o región genómica, es muy variable y depende de una serie de factores, como la posición en el genoma y composición en términos de pares de bases, entre otras características.

La palabra mutación se utiliza tanto para referirse al mecanismo de generación de variabilidad como al producto de ese mecanismo, conocido como alelos. Por lo tanto, las mutaciones producen alelos. En este

capítulo no trataremos sobre los mecanismos que generan variabilidad, y sí sobre la variabilidad y las consecuencias de la expresión de esas alteraciones en el genoma. Los tipos de mutación serán presentados más adelante.

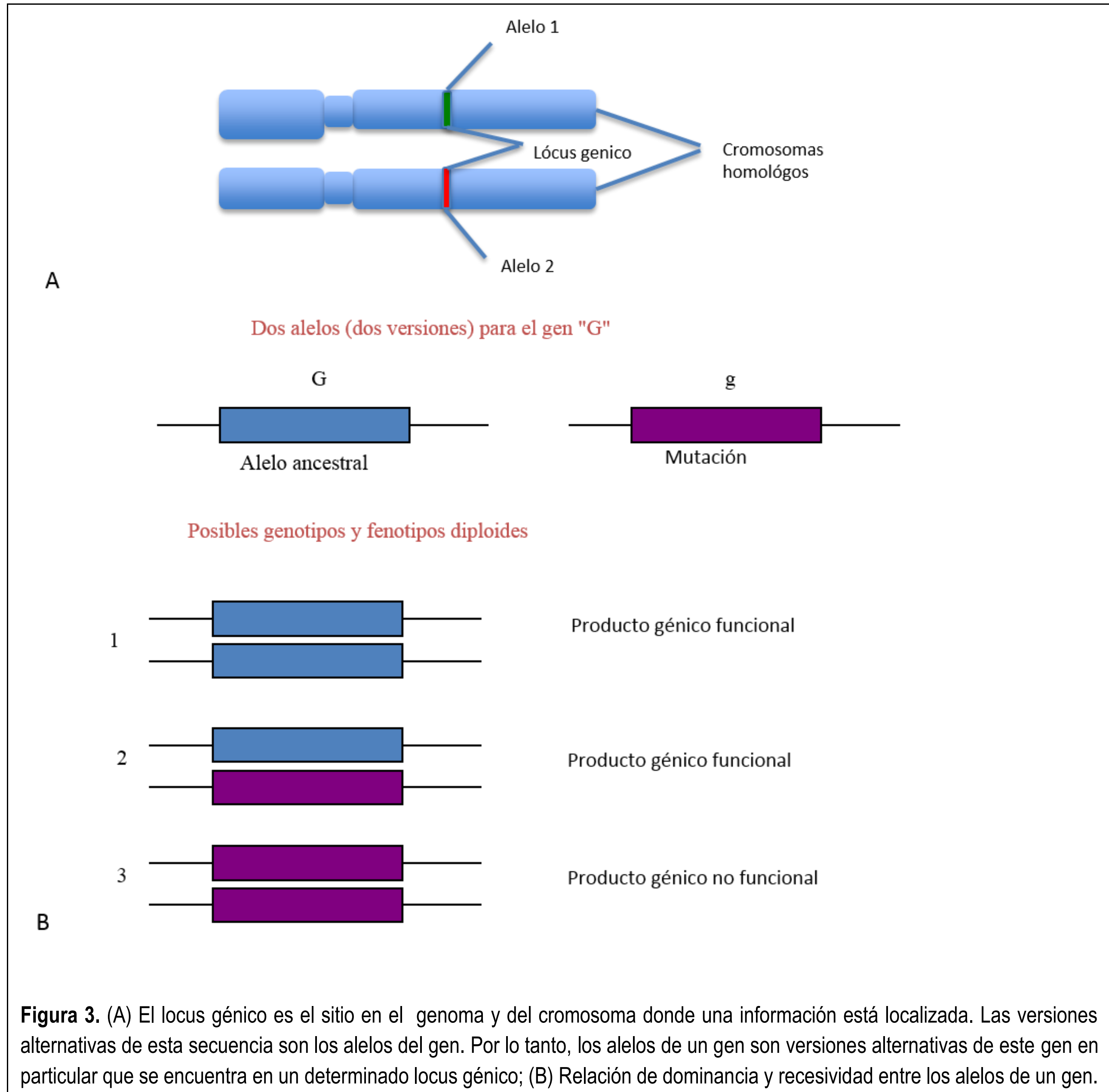


Figura 3. (A) El locus génico es el sitio en el genoma y del cromosoma donde una información está localizada. Las versiones alternativas de esta secuencia son los alelos del gen. Por lo tanto, los alelos de un gen son versiones alternativas de este gen en particular que se encuentra en un determinado locus génico; (B) Relación de dominancia y recesividad entre los alelos de un gen.

c. Los cruces dihíbridos de Mendel

En la segunda fase de los experimentos, Mendel realizó cruces dihíbridos, donde evaluó dos características cada vez y concluyó que los resultados son una combinación de los resultados obtenidos para cada una de las características. Así, Mendel concluyó que el resultado observado para una característica no influye en el resultado de la otra característica. Es decir que la segregación de un alelo en un dado locus genético no influye la segregación de otro alelo de un dado locus génico.

De esta forma, Mendel describió la herencia monogénica según el patrón de herencia que hoy en día se conoce como genética mendeliana. Mendel describió que las características fenotípicas analizadas y su variación se deben a un único gen y sus alelos, sin interacción con otros genes modificadores y/o el medio ambiente. Además, Mendel describió que la herencia de una cierta característica sigue un patrón consistente con lo esperado, según las proporciones descritas anteriormente por el propio Mendel.

d. El descubrimiento de la obra de Mendel y el comienzo de la genética como ciencia

El trabajo de Mendel permaneció en el olvido hasta el año de 1900, cuando Hugo de Vries (Paises Bajos), Carl Correns (Alemania) y Eric von Tschermak Seysenegg (Austria) publicaron trabajos independientes en la revista *Proceedings of the German Botanical Society* llegando a los mismos resultados que Mendel. Fue gracias a los esfuerzos de William Bateson que la genética llegó, primeramente a la comunidad científica y luego a la sociedad. En 1906, Bateson presentó en el *Third International Conference on Plant Hybridization* la propuesta de un nuevo sector de la fisiología llamado “genética”, concepto proveniente del griego, generar. Sin embargo, el término “genética” solo empezó a ser utilizado después de la introducción del término “gen”, en 1909, por Wilhelm Johannsen, quien sugirió sustituir los “factores de herencia” propuestos por Mendel.

Numerosas investigaciones comenzaron a ser realizadas dirigidas inicialmente para verificar si las leyes de Mendel eran universales. Mendel, por ejemplo, no había observado los ligamientos genéticos, es decir, cuando dos o más genes están físicamente próximos en el genoma y segregan juntos o en proporción diferente de lo esperado, aleatoriamente. El ligamiento genético fue primeramente observado por William Bateson, Edith Rebecca Saunders y Reginald Punnett, en 1904. Ellos señalaron que algunos experimentos presentaron resultados que se desviaban de lo anteriormente propuesto por Mendel y sugirieron que estos rasgos estaban siendo heredados de forma dependiente.

En 1911, Morgan mostró que los genes están localizados en los cromosomas. Alfred Henry Sturtevant, estudiante de Morgan en la época, propuso que el porcentaje de recombinación (*crossing-over*) está directamente relacionado a la distancia entre los genes. Este conocimiento llevó a la elaboración de una metodología para el mapeo de genes, es decir, encontrar la posición de los genes en los cromosomas.

En el intento de repetir los experimentos, los investigadores observaron modificaciones en lo que vino a llamarse "Leyes de Mendel" o Principios Mendelianos. Entre esas modificaciones se encuentran las interacciones de genes, tales como epistasis, que es la interacción de genes en la expresión de una misma característica, observada inicialmente por Bateson y colegas.

e. El descubrimiento de los Ácidos Nucleicos y Cromosomas

Paralelamente a esta historia, ocurrieron otros hechos que luego se entrelazarían: el descubrimiento de los ácidos nucleicos y de los cromosomas. En 1869, Johann Friedrich Miescher describió la nucleína, sustancia que se encuentra en el núcleo celular, más tarde nominada ácido nucleico por Richard Altmann en 1889 (Dahm, 2008). Walther Flemming, el padre de la citogenética, describió la cromatina, sin embargo, el término "cromosoma" fue introducido por Heinrich Waldeyer (O'Connor y Miko, 2008) en 1888.

Al parecer, Flemming no estaba al tanto del trabajo de Mendel y no logró establecer el vínculo entre los cromosomas y los mecanismos de la herencia. Por lo tanto, este vínculo fue propuesto por Theodor Boveri y Walter Sutton, de forma independiente. El trabajo de Boveri proporcionó el primer conocimiento sobre la meiosis, mientras que Sutton describió la individualidad de los cromosomas, la presencia de cromosomas sexuales, además de los pasos de la meiosis (O'Connor y Miko, 2008). Vale la pena resaltar que fue Flemming quien describió la mitosis.

El artículo que Sutton escribió en 1902 finaliza con la siguiente frase histórica y que inició la teoría cromosómica de la herencia:

> "Por último, me gustaría llamar la atención sobre la posibilidad de que la asociación de los cromosomas paternos y maternos en pares y la posterior separación durante la división celular deben constituir la base física de la ley de herencia de Mendel" (traducido por las autoras).

Sutton también hizo una contribución adicional de absoluta relevancia: describió que el apareamiento de los cromosomas homólogos en el eje de la célula se produce al azar. Es decir, Sutton (1903) describe las características de segregación independiente basada en el comportamiento de los cromosomas durante la

meiosis. El apareamiento de los cromosomas homólogos es la garantía biológica de que los gametos tendrán la mitad del material genético que se encuentra en las células somáticas.

f. MEIOSIS: COMBINACIÓN Y RECOMBINACIÓN DE LA INFORMACIÓN GENÉTICA.

La meiosis es la división celular que da origen a los gametos. Es en la meiosis que la mayor parte de la diversidad genética se genera mediante la combinación (segregación independiente), recombinación (*crossing-over*) y mutación. La Figura 4A muestra un esquema de la meiosis enfatizando la relación entre este tipo de división celular y la segregación independiente descrita por Mendel.

La división celular comienza con la duplicación del cromosoma a través de la duplicación del material genético, ADN (como se discute más adelante), durante la fase S del ciclo celular. Cada cromosoma se compone de una molécula de ADN única asociada a dos principales tipos de proteínas: histonas y no histonas. En el final de la duplicación, las dos moléculas de ADN quedan conectadas por la región centromérica del cromosoma. O sea, la célula continúa con 2*n* cromosomas, pero con 4 veces ADN. Por ejemplo, los humanos tienen 23 pares de cromosomas: 2*n* = 46, y en ese momento del ciclo celular tiene 92 moléculas de ADN.

Después de la duplicación del ADN, los pares de cromosomas homólogos se aparean y se unen por el complejo sinaptonémico, formado por un complejo de proteínas. A través de este enlace se produce el entrecruzamiento o recombinación (*crossing-over)*, dando lugar al intercambio de segmentos de ADN entre las dos cromátidas (Figura 4B). Al final de la recombinación, los cromosomas homólogos quedan unidos por quiasmas, que se encuentran en los lugares donde ocurrió el entrecruzamiento.

Los cromosomas homólogos que están conectados por los quiasmas se desplazan hacia el eje ecuatorial de la célula en la metafase I de la meiosis. En la anafase I de la meiosis los cromosomas homólogos se separan y segregan migrando a cada célula hija con auxilio de las fibras del fuso. Es en ese momento en que el proceso de combinación ocurre al azar, y que Mendel describió matemáticamente en sus experimentos como la segregación independiente. Al final de ese proceso, cada célula presenta n = 23 cromosomas, con 46 moléculas de ADN considerando que cada cromosoma se encuentra duplicado.

En la segunda fase de la meiosis, los 23 cromosomas se ubican nuevamente en el eje ecuatorial de la célula (metafase II) y las cromátidas hermanas se separan por las fibras del fuso. Al final del proceso, se tiene como producto cuatro células haploides. Es decir, en humanos tendremos cuatro células con 23

cromosomas y 23 moléculas de ADN. En las mujeres tres de dichas células no son viables y son llamadas cuerpos polares.

El número de gametos diferentes que pueden ser generados es directamente dependiente del número de cromosomas que cada especie posee. En la meiosis, la combinación de cromosomas de los progenitores que un gameto recibe en la anafase I ocurre al azar. Por lo tanto, el número de combinaciones posibles en la formación de un óvulo o espermatozoide en humanos es: 223 = 8.388.608. Vale la pena resaltar que este número de combinaciones posibles es basado solamente en la segregación independiente (Figura 4). Cuando adicionamos a ese número la variabilidad generada por el entrecruzamiento (*crossing-over*) y mutación, el número de gametos distintos que pueden ser producidos se torna extremamente grande. Por supuesto, la probabilidad de que gametos generados en diferentes meiosis sean idénticos es tan pequeña que se considera improbable.

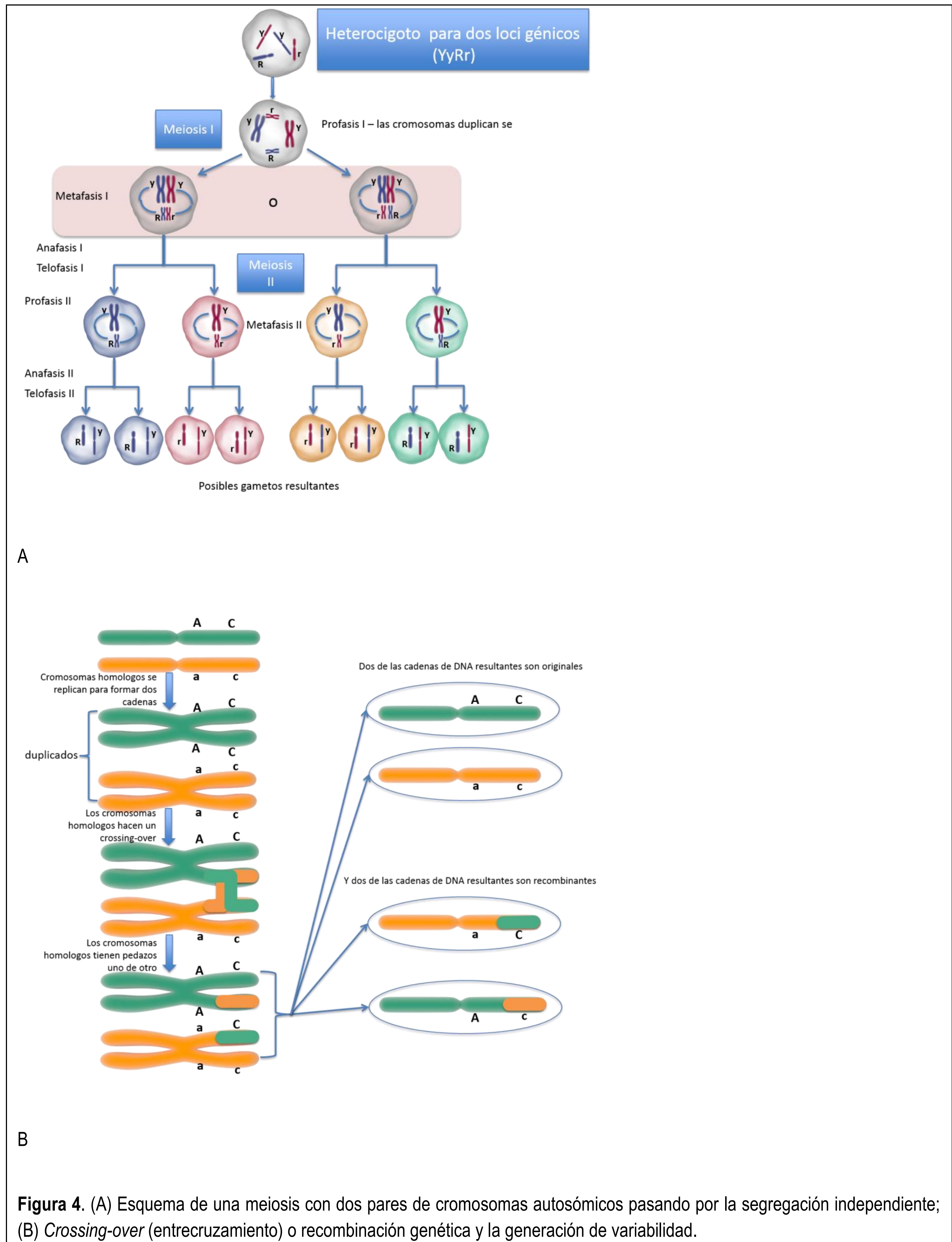


Figura 4. (A) Esquema de una meiosis con dos pares de cromosomas autosómicos pasando por la segregación independiente; (B) *Crossing-over* (entrecruzamiento) o recombinación genética y la generación de variabilidad.

2. BÚSQUEDA DEL CONOCIMIENTO DE LAS BASES MOLECULARES DE LA HERENCIA.

a. ÁCIDOS NUCLEICOS Y CROMOSOMAS

La correlación entre los ácidos nucleicos y la herencia fue propuesta en 1928 con la publicación de Frederick Griffith sobre diferentes serotipos de neumococo y la neumonía en ratones. Muchos investigadores consideran la publicación del artículo escrito por Oswald Avery, Colin MacLeod y Maclyn McCarty en 1944 como la inauguración de la fase molecular de la Genética (Lederberg, 1994). Estos mismos autores también trabajaron con neumococo y la principal conclusión de sus experimentos fue que la molécula directamente relacionada con el principio transformante es el ADN. Sin embargo, la mayoría de la comunidad científica solamente comenzó a considerar esta correlación después de los experimentos de Alfred Hershey y Martha Chase realizados en 1952.

Hershey y Chase llevaron a cabo experimentos con bacteriófagos (también conocidos como fagos) y *E. coli*. Marcaron bacteriófagos con fósforo radioactivo 32 y luego realizaron la infección de bacterias. Observaron que el elemento radiactivo estaba presente únicamente en las bacterias y no en el fago. En un segundo experimento marcaron los bacteriófagos con azufre 35 y observaron que ese elemento estaba presente en el fago y no entraba en la bacteria. De esta forma, confirmaron que el ácido nucleico, en este caso el ADN, es el material genético del fago, una vez que el fósforo solo se incorporó en los ácidos nucleicos mientras que el azufre solo se presentó en las proteínas. Posteriormente se descubrió que ciertos virus tienen ARN como material genético.

Un año después del trabajo por Hershey y Chase, James Watson y Francis Crick (1953) describieron un modelo de estructura para la molécula de ADN (Figura 5A) junto con la propuesta de autoreplicación de la misma, que hoy conocemos con más detalle (Esquema resumido en la Figura 6). Ese modelo es considerado hoy en día la estructura correcta para la molécula de ADN y fue finalmente visualizado por la primera vez en 2012 (Figura 5B). Cabe notar que recientemente se ha empezado a reconocer la importancia del trabajo de Rosalind Franklin en la investigación de Watson y Crick.

Los ácidos nucleicos son macromoléculas categorizadas en dos tipos principales: el ácido desoxirribonucleico (ADN) y el ácido ribonucleico (ARN). Son polímeros de monómeros del tipo nucleótido, que están conformados por un azúcar, un grupo fosfato y una base nitrogenada. Es la molécula de azúcar que determina si tendremos ADN (azúcar tipo desoxirribosa), o ARN (ribosa) (Figura 5C).

La molécula de ADN está conformada por dos cadenas antiparalelas unidas internamente por puentes de hidrógeno entre las bases nitrogenadas de los nucleótidos (Figura 5 A y D). En el ADN, son cuatro los tipos de nucleótidos, y se distinguen por el tipo de base nitrogenada que presentan: adenina (A) y guanina (G) que tienen dos anillos de carbono y son purinas; y timina (T) y citosina (C) que presentan un único anillo de carbono y por ese motivo son pirimidinas. La estructura central de la molécula de ADN presenta un diámetro regular sostenido por la unión entre nucleótidos, que siempre ocurre entre una purina y una pirimidina, o más específicamente entre A - T, con dos puentes de hidrógeno, y entre C - G, con tres puentes de hidrógeno (Figura 5D). Las moléculas de ARN son lineales y presentan la base uracilo (U) en lugar de timina. Son moléculas más flexibles que pueden presentar estructuras secundarias dependiendo de su función.

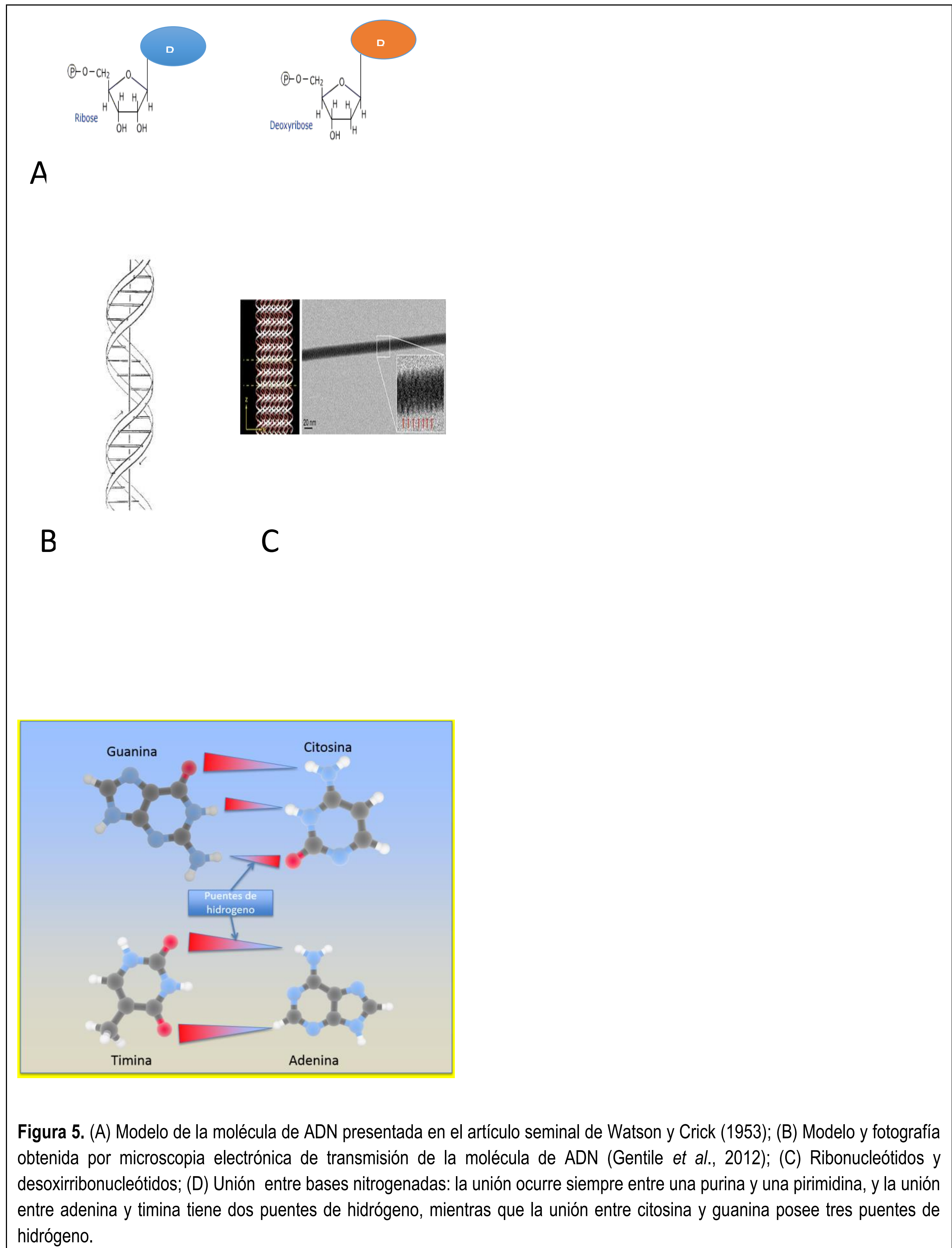


Figura 5. (A) Modelo de la molécula de ADN presentada en el artículo seminal de Watson y Crick (1953); (B) Modelo y fotografía obtenida por microscopia electrónica de transmisión de la molécula de ADN (Gentile *et al*., 2012); (C) Ribonucleótidos y desoxirribonucleótidos; (D) Unión entre bases nitrogenadas: la unión ocurre siempre entre una purina y una pirimidina, y la unión entre adenina y timina tiene dos puentes de hidrógeno, mientras que la unión entre citosina y guanina posee tres puentes de hidrógeno.

La duplicación del ADN, proceso también conocido como replicación, no ocurre de extremo a extremo de la molécula, como se pensaba anteriormente, pero en fragmentos parciales. En el momento en que la duplicación comienza las enzimas de ADN helicasas separan las cadenas parenterales para formar burbujas de duplicación (Figura 6A). Para que la duplicación comience, es necesario un corto fragmento de ARN (iniciador de ARN) con la secuencia complementaria a la región de inicio. Esto se debe a que la enzima ADN polimerasa solamente es capaz de sintetizar ADN a partir de una región de doble cadena y con un extremo 3 'OH libre. El ARN iniciador cumple esas dos funciones. Sin embargo, como las hebras son antiparalelas, una tendrá una replicación continua y la otra discontinua. Cada pequeño fragmento de la hebra discontinua es llamado fragmento de Okasaki (Figura 6B). Después del fin de la duplicación del ADN, los pequeños fragmentos de ARN son sustituidos por ADN y agregados unos en los otros para completar una sola hebra de ADN.

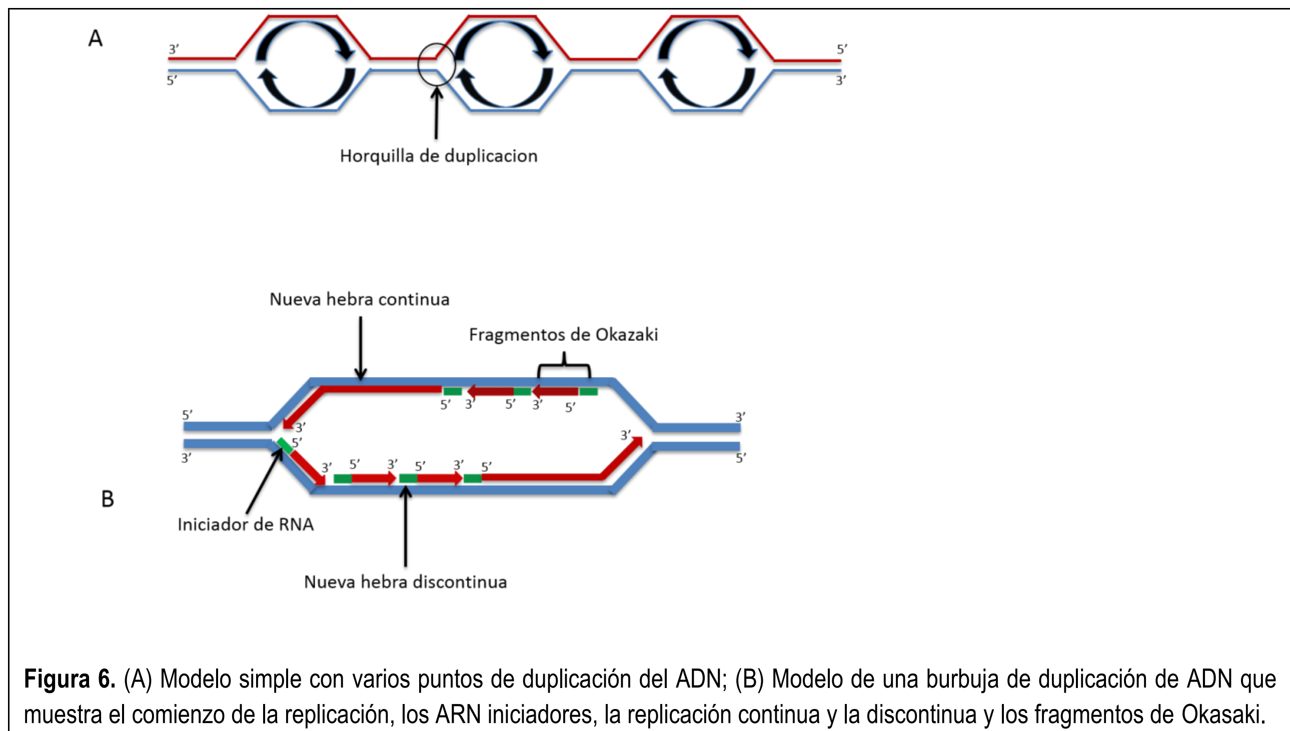


Figura 6. (A) Modelo simple con varios puntos de duplicación del ADN; (B) Modelo de una burbuja de duplicación de ADN que muestra el comienzo de la replicación, los ARN iniciadores, la replicación continua y la discontinua y los fragmentos de Okasaki.

Los cromosomas son compuestos de una única molécula de ADN asociada a proteínas. La Figura 7 muestra un esquema de un cromosoma eucariota en sus varios niveles de compactación o condensación, presentando su nivel máximo de compactación en la metafase de la división celular. El primer nivel son los nucleosomas, donde la molécula de ADN envuelve ocho moléculas de histonas; el segundo grado de compactación es el solenoide; en el tercero, la compactación ocurre alrededor de un esqueleto de proteínas no histónicas. En la interfase, diferentes niveles de compactación son vistos en todos los cromosomas y están relacionados con expresión génica: siendo que entre más compactado, menos expresión genética es esperada para una determinada región.

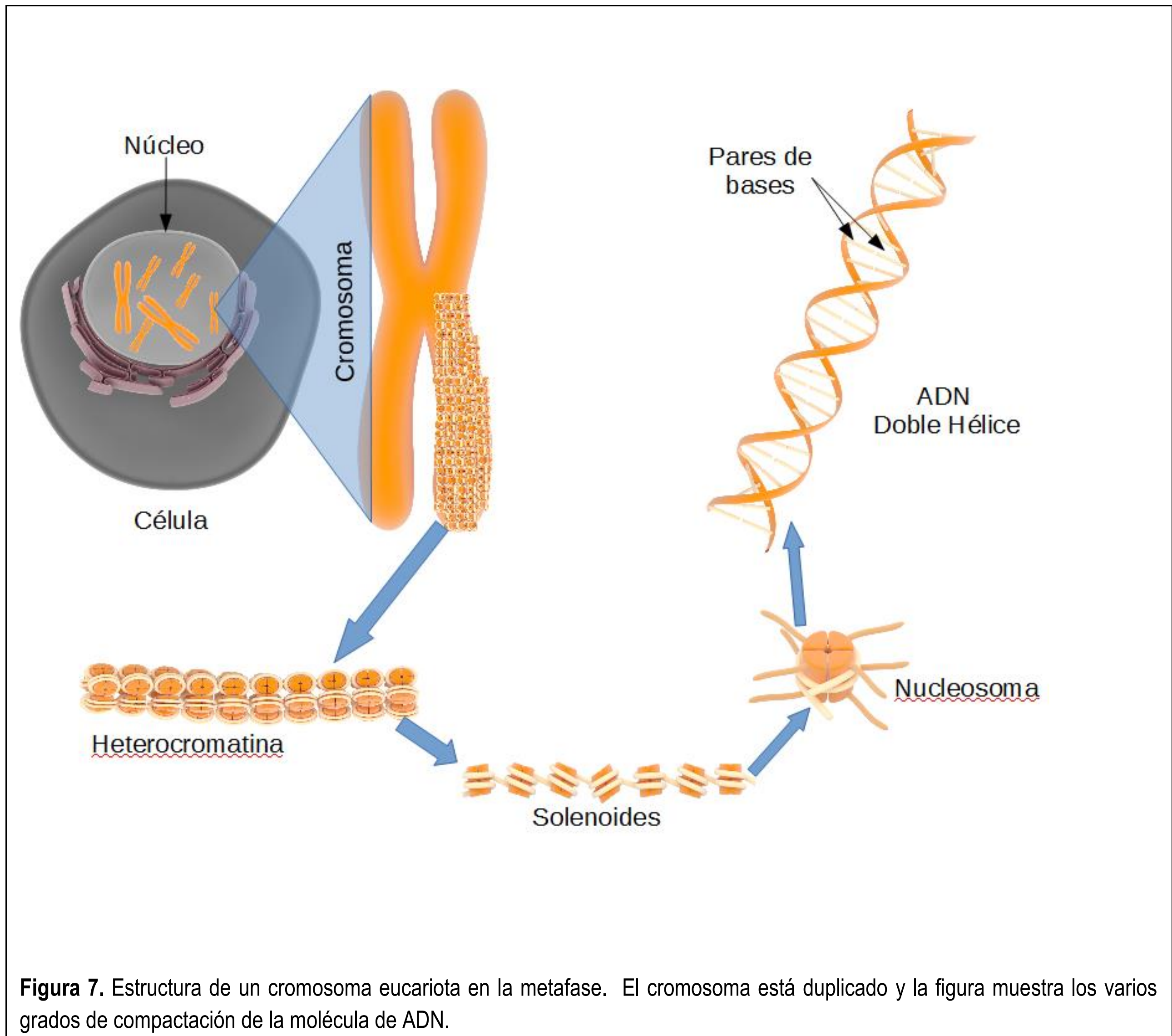


Figura 7. Estructura de un cromosoma eucariota en la metafase. El cromosoma está duplicado y la figura muestra los varios grados de compactación de la molécula de ADN.

b. Genes y expresión génica

El concepto de gen ha ido cambiando desde que el concepto fue introducido en 1909 como la unidad básica de la herencia. En los últimos años, el concepto de gen está en franca discusión debido a los nuevos conocimientos que vienen surgiendo en la área de la genética y de la genómica (Para esta discusión consultar Meyer *et al.,* 2013). En este libro consideraremos el concepto de gen como sinónimo de gen codificador de proteína o RNA, y su estructura básica se presenta en la Figura 8 A.

El concepto de gen interrumpido por intrones fue presentado en 1977 por Phillip A. Sharp y Richard J. Roberts. Este tipo de gen es común en la naturaleza en todos los reinos biológicos, en especial se ha demostrado que la mayor parte de los genes eucarióticos contienen intrones. Por ejemplo, los intrones son bastante comunes en el genoma de vertebrados como el ser humano y el ratón, y muy raros en microrganismos como las levaduras y bacterias. El tamaño y complexidad de un gen en términos de cantidad de intrones y exones presenta variaciones. En humanos, el mayor gen de todos es el gen de la distrofina, localizado en el cromosoma X, con cerca de 2,7 Mb (mega base = 1 millones de pares de base) y 79 exones.

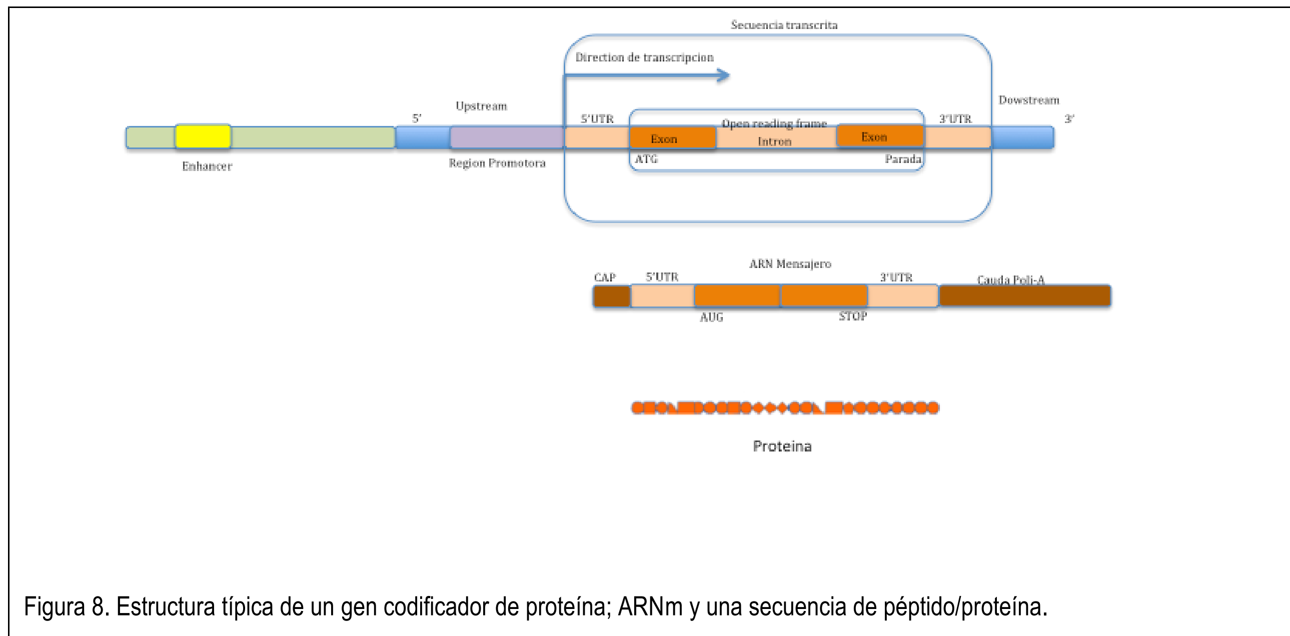
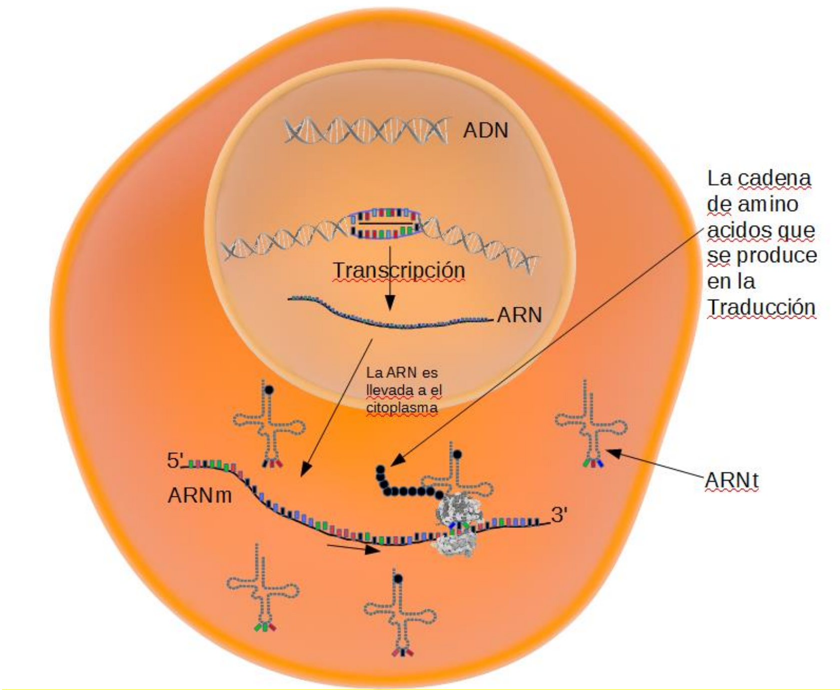


Figura 8. Estructura típica de un gen codificador de proteína; ARNm y una secuencia de péptido/proteína.

Diversos procesos celulares están involucrados en la producción de proteínas (Figura 9), en especial la transcripción y la traducción. Además, la unidad de información del ácido nucleico (ADN o ARN) es la

base nitrogenada, o nucleótido; y la unidad de información de una proteína es el amino ácido. Podríamos, por ejemplo, pensar en el gen como una receta de torta que fue escrita a mano pero que no todo mundo entiende. De esta manera, vamos a considerar que el primer paso es la transcripción, o sea, tomar la misma receta escrita a mano y digitarla en la computadora cambiando básicamente el tipo de letra y excluyendo posibles “comentarios” que el autor había hecho anteriormente. Utilizando la nomenclatura genética y partiendo de la secuencia génica compuesta por exones (la receta de la torta) y los intrones (comentarios), es producido un ARN llamado heterogéneo nuclear (ARNhn). Ese ARNhn (otro tipo de letra, otra molécula, con el contenido principal) es procesado y las regiones de intrones es excluída. Además, una pequeña secuencia de adeninas es incorporada (cauda poli-A) a esa molécula aparte de un nucleótido especial (cap). Como resultado se obtiene un ARN mensajero.

Sin embargo, hasta aquí tenemos una molécula de ARN y la célula necesita una proteína. Es como escribir un texto en español y que éste sea leído por un inglés que no entiende español. El inglés es capaz de reconocer las letras, pero no comprende el mensaje. Por eso el ARNm va a pasar por otro tipo de proceso, conocido como traducción. En realidad, la secuencia de nucleótidos es traducida a una secuencia de amino ácidos, que efectivamente contiene la composición de la proteína. El traductor celular, en este caso, se llama ARNt o ARN transportador. Cada tres nucleótidos de ARNm (codón) corresponde a un amino ácido.



A

Primera Posición (extremidad 3')		Segunda Posición					Tercera Posición (extremidad 3')
		U	C	A	G		
	U	Fenilalanina	Serina	Tirosina	Cisteína	U	
		Fenilalanina	Serina	Tirosina	Cisteína	C	
		Leucina	Serina	Terminación	Terminación	A	
		Leucina	Serina	Terminación	Triptofano	G	
	C	Leucina	Prolina	Histidina	Arginina	U	
		Leucina	Prolina	Histidina	Arginina	C	
		Leucina	Prolina	Glutamina	Arginina	A	
		Leucina	Prolina	Glutamina	Arginina	G	

	A	Isoleucina	Treonina	Asparagina	Serina	U	
		Isoleucina	Treonina	Asparagina	Serina	C	
		Isoleucina	Treonina	Lisina	Arginina	A	
		Metionina (inicio)	Treonina	Lisina	Arginina	G	
	G	Valina	Alanina	Ácido Aspártico	Glicina	U	
		Valina	Alanina	Ácido Aspártico	Glicina	C	
		Valina	Alanina	Ácido Glutamico	Glicina	A	
		Valina	Alanina	Ácido Glutamico	Glicina	G	

B

Figura 9. (A) Esquema de la **traducción** y la **transcripción** en una célula eucariota. La transcripción ocurre en el núcleo y produce un ARNm que es enviado al citoplasma donde es reconocido por los ribosomas, y los ARNt traducen los ARNm en una secuencia de péptidos; (B) Código genético - Correlación entre codones y amino ácidos. AUG, que codifica Metionina es el *start codon*, o codón iniciador; UAA, UAG y UGA son los *stop codon*, o codón de terminación, que señala el fin de la traducción.

Si se considera que el ADN es compuesto por cuatro nucleótidos distintos y que un codón, conjunto de nucleótidos con relación directa con un amino ácido, es compuesto de tres nucleótidos, el análisis combinado muestra que existen 4x4x4= 64 distintas combinaciones. Marshall Nirenberg y Heinrich Matthaei, en 1961, mostraron que un ARN sintético compuesto solamente por nucleótidos uracilo, un poliuracilo, es traducido en un polipéptido polifenilalanina. Investigaciones conducidas por Har Gobind Khorana revelaron el papel de los demás 63 codones y con eso, el código genético fue completado (Figura 9B). Además, fue revelado que el codón está compuesto de tripletos no sobrepuestos, sin puntuación y que la tercera posición en el codón muchas veces no es tan importante como las otras dos posiciones. Es decir que dos o más codones distintos pueden codificar el mismo aminoácido, por lo que son llamados sinónimos. Por ejemplo, CUU, CUA, CUC o CUG codifican el mismo aminoácido: leucina. Por fin, algunos de los codones son especiales porque señalan el comienzo y el final de la traducción.

c. Mutación

El origen de toda la variabilidad genética es la mutación (cambio en la secuencia de bases) y la consecuencia de las mutaciones está directamente correlacionada con la posición en el genoma en que ocurren. Mutaciones fuera de los genes (extra génicas) y en los intrones, que son retirados durante el

procesamiento del ARNm después de la transcripción, en teoría causan menos daños en la producción de proteínas. Sin embargo, es importante considerar que las regiones extra génicas pueden ser responsables por la regulación de la expresión génica.

Las mutaciones incluyen sustituciones, deleciones, inserciones, inversiones y translocaciones. La sustitución ocurre cuando una base nitrogenada es sustituida por otra en la replicación del material genético y puede ser el resultado de otros factores como agentes de mutación, en cualquier fase del ciclo celular. La sustitución de punto (o de nucleótido único) puede ser de transición (cuando una purina es cambiada por otra purina: A por G) o de transversión (cuando una purina es cambiada por una pirimidina: A por C, por ejemplo). Las transversiones son más raras que las transiciones ya que cambian un nucleótido de un anillo por uno de dos anillos y así cambian la estructura del material genético.

La mutación por pérdida o deleción ocurre cuando una base o una secuencia de nucleótidos presente en la hebra molde no se presenta en las hebras hijas. Eso puede ocurrir por errores en la acción de la enzima polimerasa cuando agrega nucleótidos a las hebras hijas (para deleciones pequeñas) o porque la hebra molde asume una conformación que oculta una secuencia grande de nucleótidos de la polimerasa (para deleciones de secuencias mayores). También es posible que el cromosoma tenga deleciones durante la recombinación.

La mutación por duplicación ocurre, principalmente, durante el apareamiento irregular de las cromátidas en la recombinación. De esta manera, una cierta secuencia de nucleótidos se repite en una de las hebras y puede ser detectada al identificar dos secuencias idénticas y consecutivas en uno de los cromosomas resultantes.

Mutación por inserción se presenta cuando uno o varios nucleótido es colocado en el medio de otros dos que están correctamente posicionados en el genoma. La hebra resultante termina con uno o varios nucleótidos extras y va a depender del tipo de secuencia que fue introducida. En eucariotas, podemos ver un grupo muy distinto de inserciones llamados elementos transponibles. Estos elementos tienen la capacidad de “copiar y pegar” en diferentes regiones del genoma, insiriéndose en regiones ricas en islas CpG. En el genoma humano también se pueden encontrar algunos de estos elementos en algunas poblaciones, demostrando que los elementos transponibles están activos en poblaciones actuales.

Al analizar las mutaciones de los tipos inversión y translocación pensamos en mutaciones en grandes escalas, dado que son mutaciones que ocurren en un grado cromosómico. Siempre que dos

cromátidas hacen un quiasma para intercambiar material cromosómico entre sí (*crossing-over*), existe la posibilidad de que algunos pedazos de ese material terminen en otros cromosomas que no están efectivamente envueltos en el entrecruzamiento, originando una translocación. El intercambio entre cromosomas homólogos puede resultar también en una secuencia con la orientación contraria a la que originalmente existía, causando una inversión. Esto puede suceder porque muchos quiasmas son producidos entre muchos cromosomas homólogos diferentes al mismo tiempo y, si los cromosomas no se encuentran exactamente alineados en el eje de la célula (sin sobreponerse unos a otros durante la metafase) puede ocurrir, por ejemplo, que en un cromosoma 9 sea agregado un pedazo del cromosoma 22, y no del cromosoma 9 homólogo, como debería ocurrir normalmente. Este proceso de intercambio de material genético entre cromosomas no homólogos se conoce como translocación.

No todas las mutaciones causan repercusiones en aspectos morfológicos. Por lo contrario, la mayoría de nuestro genoma no está directamente relacionado con características morfológicas. Si las mutaciones ocurren en regiones génicas o en regiones de control de expresión génica, puede ocurrir la alteración de la secuencia codificadora con intercambio de amino ácidos o modificación de la expresión, con efectos visibles o bioquímicamente perceptibles. En otros casos se producirá solamente variabilidad en un grado molecular, sin grandes consecuencias.

d. La Genómica y sus derivaciones

i. Genomas y genes

Nos encontramos en la era de los genomas. Hasta hace poco tiempo era realmente impensable la secuenciación completa de un genoma de cualquier naturaleza. Los proyectos de secuenciación de genomas, en especial el Proyecto Genoma Humano (http://www.genome.gov/10001772), ha traído la creación de nuevas áreas del conocimiento, como la Genómica y la Bioinformática, así como el desarrollo de nuevas tecnologías y análisis computacional, entre otras. Actualmente es posible la secuenciación de genomas enteros en tiempo record y con la posibilidad de mejoras tecnológicas significativas en los próximos años.

La primera secuencia completa del genoma humano tuvo su primera versión publicada en 2001. Desde la inauguración del Proyecto Genoma hasta la publicación de la primera versión del genoma humano transcurrieron 11 años. Hoy, en 2014, es posible obtener un genoma humano completo en pocos días de trabajo laboratorial, sin embargo, el análisis del mismo aún requiere de un gran esfuerzo bioinformático. De forma interesante, en el año de 2008 fue inaugurado el proyecto “1000 Genomes”

(http://www.1000genomes.org), que hoy cuenta con más de 2.500 genomas humanos completos en su banco de datos.

Pero al final de cuentas, ¿que es un genoma? El nombre sugiere la idea de una colección de genes, dado que el sufijo OMA se refiere a “un conjunto”. Sin embargo, el genoma humano se encuentra repartido en dos genomas diferentes: el nuclear y el mitocondrial. En 1981, el genoma de las mitocondrias humanas fue el primer genoma completamente secuenciado. Es un genoma compacto, parecido al genoma de las bacterias, no obstante cada célula presenta muchas copias del mismo, dependiendo de la función de cada célula y de cuanta energía esa célula necesita para sobrevivir y funcionar. El genoma nuclear es el conjunto de moléculas de ADN que se localiza en el núcleo, encontrando dos en cada célula diploide. Por ejemplo, en la especie humana el genoma está compuesto por una secuencia de 22 cromosomas autosomas y dos cromosomas sexuales (X o Y). En la Figura 10 se presenta un cariotipo de una mujer normal. Se pueden observar los 46 cromosomas, 23 pares, que componen el genoma de esta mujer (Figura 10).

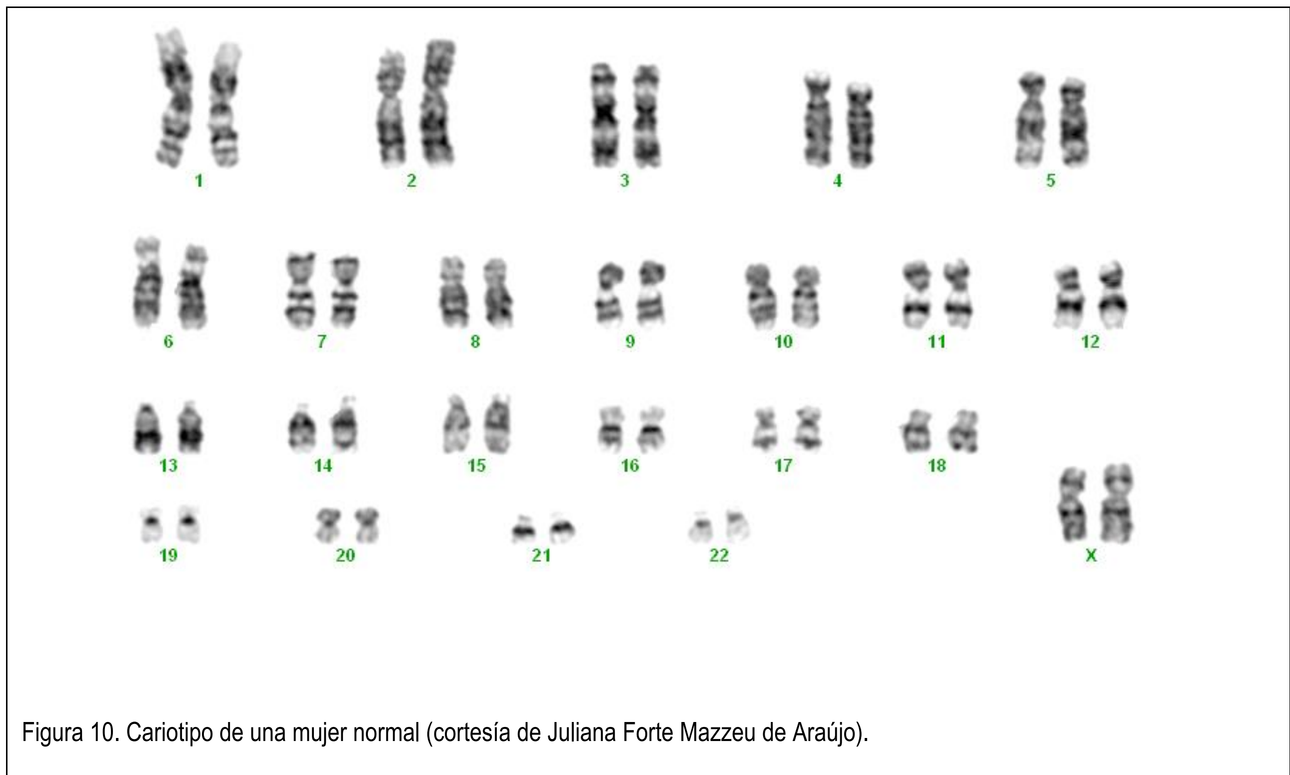


Figura 10. Cariotipo de una mujer normal (cortesía de Juliana Forte Mazzeu de Araújo).

En síntesis, el genoma es aún más que solamente “los genes”, es también toda la secuencia de ADN. Se asume que encontraremos el mismo genoma en todas las células somáticas de un organismo

aunque hay excepciones como los tumores en donde se pueden presentar modificaciones en la cantidad y calidad del material genético y algunos genes de células del sistema inmune.

En principio, la idea era que el genoma humano estuviera compuesto por 2% de regiones codificadoras (o genes) y de 98% de regiones sin importancia o de importancia desconocida. El proyecto Encode (por sus siglas en Inglés: **Enc**yclopedia **O**f **DNA E**lements - http://www.genome.gov/10005107) busca describir y comprender el universo de regiones extra génicas. Ese proyecto está poco a poco cambiando esta idea inicial, y la respuesta preliminar es que aún no se sabe cuál es el porcentaje de genoma funcional. Estudios del tipo GWAS (por su siglas en Inglés: *Genome-wide association study*) buscan principalmente los genes asociados con las enfermedades comunes, tales como diabetes, enfermedades cardiacas, canceres, y otras más, y muestran que cerca de 85% de las regiones candidatas están fuera de los genes o regiones codificadoras de proteínas, es decir, ocurren en las llamadas regiones extra génicas. Por lo tanto, es posible que las regiones que antes se consideraban sin importancia al fin y al cabo sí sean importantes para la regulación de regiones codificadoras.

3. HERENCIA REAL

Después de que Mendel introdujo las bases del conocimiento acerca de la herencia, hace 150 años, estamos aun preguntándonos sobre todo lo que sabemos hasta ahora, con excepción a lo que llamamos de la Primera y Segunda Leyes de Mendel. La herencia monogénica de Mendel es utilizada como un facilitador en la comprensión de la herencia y es la base para avanzar hacia otros conocimientos más complejos.

Los patrones de herencia clásicos, cuando solamente un gen está siendo analizado, se encuentran presentados en la Figura 11. En el diagrama observamos los árboles genealógicos, donde se considera que todos los individuos presentan un cuadro clínico semejante. De forma a entender estos diagramas, vale recordar que en la nomenclatura universalmente adoptada, el símbolo de círculo representa individuos del sexo femenino y los cuadrados son usados para los individuos del sexo masculino. Líneas horizontales que conectan dos individuos representan un matrimonio o reproducción y las líneas verticales ilustran descendencia. Los individuos marcados con colores son los que presentan la característica o enfermedad siendo analizada. Los números romanos I, II y III corresponden a las generaciones.

Utilizando los árboles genealógicos de la Figura 11, vamos a analizar los resultados esperados para cada patrón de herencia en la descendencia de las familias. Para tal, vamos a simular que la primera hija de la generación III, individuo III.1, se casa con un individuo no emparentado y sin la característica/ enfermedad

que estamos estudiando. Cuál es la probabilidad de que la pareja tenga: i. ¿Un hijo afectado con la característica/enfermedad?; ii. ¿Una hija afectada?

Considerando el primero caso (Figura 11 A), patrón de herencia autosómica dominante, la probabilidad de que esa pareja tenga un descendiente de cualquier sexo con la anomalía es del 50%. Eso se puede explicar porque la mujer es heterocigota "Aa", donde su madre presenta la enfermedad y su padre no. Por supuesto, la mujer ha heredado un alelo "A" de su madre y un alelo "a" de su padre. Entonces, esa mujer va a producir 50% de sus gametos con el alelo "A". Como el hombre con quien se casó produce 100% de gametos "a" (sin la anomalía), la posibilidad de que produzcan una descendencia con la anomalía es A x a = ½ x 1 = ½ = 50%.

En el segundo caso analizado (Figura 11 B) consideramos un patrón de herencia autosómica recesiva donde la posibilidad de que la pareja tenga un hijo afectado es cercana a 0%. Esto se debe a que el marido no está afectado por la anomalía, que solamente se muestra en homocigotos recesivos, con chance próxima a 0% de ser heterocigoto, considerando que el caso se encuentra en una familia donde ningún individuo está afectado por la enfermedad. La mujer va a producir 100% de sus gametos con el alelo mutado y el hombre tiene una probabilidad de cerca de 100% de que sus gametos presenten el alelo no mutado. Así, 100% de la descendencia será de heterocigotos para el gen de la enfermedad y ningún individuo presentará la patología. Excepciones podrían presentarse en el caso de que esta pareja perteneciera a un grupo étnico restringido, donde la probabilidad de tener heterocigotos para determinados alelos es más alta, debido a un alto grado de endogamia (cruce entre individuos íntimamente emparentados).

En relación al tercer caso, herencia con patrón ligado al X, la mujer tiene 50% de chance de ser homocigota dominante y 50% de chance de ser heterocigota. Esto se debe a que la madre de la mujer III.1 es heterocigota, pero no sabemos cuál alelo se transfirió a su hija. En este caso, la posibilidad de que la pareja tenga un hijo de sexo masculino afectado es de ½ (chance de que la mujer sea heterocigota) x ½ (chance de que la mujer heterocigota transfiera su alelo mutado a su hijo) = ¼ = 25%. Sin embargo, la probabilidad de que la hija de esta pareja sea afectada es cero. Una vez más tenemos ½ (chance de la mujer ser heterocigota) x ½ (chance de que la mujer heterocigota transfiera su alelo mutado para su hija) = ¼. No obstante, el marido produce 100% de sus gametos con el alelo no mutado y 0% con el alelo mutado, considerando que no haya una nueva mutación. Por lo tanto, el chance de que la pareja genere una hija homocigota para una enfermedad ligada al cromosoma X recesiva es de ¼ x 0 = 0%.

En el cuarto caso, herencia dominante ligada al sexo, el chance de heredar la enfermedad es de 50% tanto para un hijo como para una hija. Es como pensar en la herencia autosómica dominante. La gran diferencia en las proporciones esperadas en la descendencia se debe a que en la herencia dominante ligada al sexo los hombres afectados no pueden tener hijos del sexo masculino afectados por la enfermedad porque solo transfieren el cromosoma Y para estos individuos.

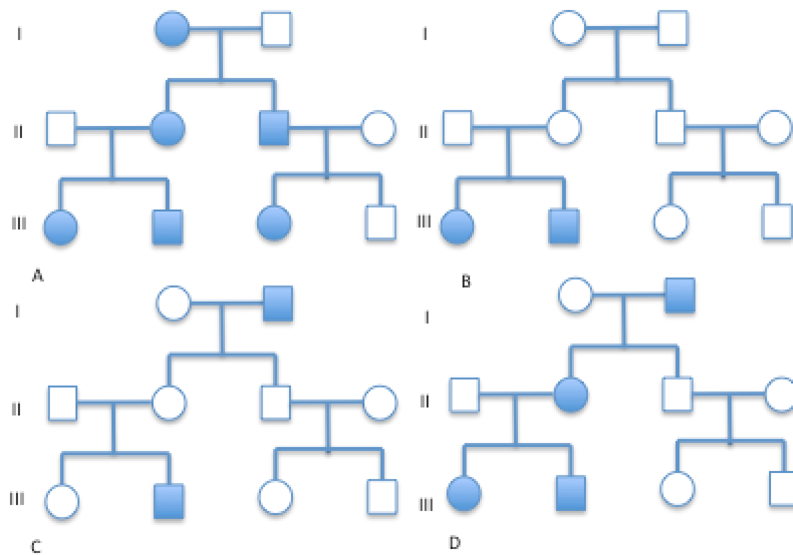


Figura 11. Patrones clásicos de herencia monogénica mendeliana – (A) Herencia autosómica dominante: i. No hay saltos de generación, ii. Individuos de ambos sexos pueden presentar la característica, ii. Individuo afectado tiene al menos uno de los progenitores afectados; iv. Individuos afectados heterocigotos tienen chance de 50% de tener descendencia afectada (B) Herencia autosómica recesiva: i. Individuos de ambos sexos pueden presentar la característica, ii. Individuo afectado generalmente es hijo de padres no afectados, iii. Comunmente encontrado en uniones consanguíneas y en grupos étnicos más restringidos; (C) Herencia recesiva ligada al sexo: i. Afecta en gran medida a más hombres que mujeres, ii. Hijos de hombre afectado no heredan el alelo de la característica, iii. Hijas de hombre afectado heredan el alelo de anomalía y generalmente no expresan la enfermedad; (D) Herencia ligada al sexo dominante: i. todas las hijas de hombre afectado presentan la enfermedad, ii. Ningún hijo de hombre afectado presenta la enfermedad, iii. Los hijos de mujeres afectadas heterocigotas tienen 50% de chance de heredar la enfermedad independiente del sexo.

Considerando que un único gen puede estar relacionado a la anomalía bajo investigación, es importante considerar una serie de modificadores que pueden causar diferencias en la expresión de ese gen. Inicialmente, consideremos que haya codominancia, situación en la que los efectos fenotipos de los alelos de un gen se expresan total y simultáneamente en el individuo heterocigoto. Por ejemplo, el árbol genealógico muestra que la anemia falciforme en humanos (una enfermedad sanguínea), es autosómica recesiva. En una consulta de asesoramiento genético los padres van a recibir información sobre la probabilidad de tener hijos afectados en base al patrón de herencia autosómica recesiva, o sea, caso en que los individuos heterocigotos con alelos presentes en los cromosomas no sexuales, pueden tener una expresión génica oculta por el alelo dominante. Por lo tanto, una pareja donde ambos individuos son heterocigotos (alelo A – hemoglobina normal; S – hemoglobina falciforme) presentan una probabilidad de tener 25% de su descendencia afectada (SS), 50% heterocigotos (AS) y 25% no afectados (AA). Desde el punto de vista clínico, el individuo heterocigoto puede presentar algunos síntomas porque la expresión génica del alelo es codominante. En este caso, los individuos heterocigotos presentan 50% de la producción de proteínas hemoglobinas del tipo A normal y 50% del tipo mutado S.

A continuación, consideremos también un caso donde haya dominancia incompleta. En esta situación tenemos un alelo que produce una proteína y uno que no produce la proteína, como en la dominancia completa. Sin embargo, en la dominancia incompleta, la cantidad de producto es importante para la expresión fenotípica. En realidad, la dominancia completa descrita por Mendel, es muy rara. La enfermedad de Huntington es un buen ejemplo de ese fenómeno en la especie humana: los individuos homocigotos dominantes y heterocigotos presentan un cuadro clínico similar. La dominancia incompleta, por otro lado, es un patrón de herencia común para enfermedades genéticas: el principal tipo de enanismo en humanos, la acondroplasia, presenta ese patrón donde los individuos homocigotos dominantes muestran un cuadro clínico mucho más severo que los heterocigotos.

Ya se sabe desde hace tiempo que la herencia monogénica es muy rara si es comparada con otras formas de herencia genetica como la digénica, oligogénica, poligénica y, principalmente, la herencia compleja. Es fácil observar heterogeneidad en la expresión de características y enfermedades, a lo que llamamos heterogeneidad clínica, así como la heterogeneidad genotípica (alélica y/o génica o de locus). Por lo tanto, frecuentemente vemos la dificultad en encontrar una correlación entre fenotipo y genotipo: una misma enfermedad puede presentarse con diferentes cuadros clínicos, sugiriendo que algo más que solo un gen o genes están involucrados. Por otro lado, tenemos cuadros clínicos muy similares que son fruto de

diferentes mutaciones y diferentes genes. En esos casos es importante que se tome cuidado en el asesoramiento genético ofrecido. Por ejemplo, suponga una pareja donde ambos progenitores son sordos de nacimiento. Partiendo de las informaciones dadas por la pareja, es posible dibujar un árbol genealógico semejante al de la Figura 12A. La pareja tiene dos hijos no afectados y quiere saber la probabilidad de que un futuro hijo tenga la posibilidad de ser sordo. ¿Cuál es la mejor respuesta para ellos? El primer punto es tratar de descartar que la sordera no genética, ya que si no es heredada, la probabilidad de que el futuro hijo sea afectado es directamente dependiente de la exposición al mismo agente ambiental al que sus padres fueran expuestos.

Excluyendo esa posibilidad, el patrón de herencia más probable para las dos familias involucradas es la autosómica recesiva, porque afecta los dos sexos y los padres de los afectados no son afectados. En ese caso, los cónyuges deben presentar apenar alelos mutados para un dado locus génico. Pero, ¿cómo se explica entonces que la pareja tiene dos hijos que no son sordos? ¿Cuál sería la explicación más parsimoniosa para esta situación?

Eso puede ser explicado por el conocimiento de que la sordera no se debe a un único gene y sí a conjunto de genes diferentes. En ese caso, es muy probable que la familia presente mutaciones en genes distintos que controlan la misma característica. Suponga que la familia 1 presenta mutación en el gen A y la familia 2 presenta mutación en el gen B. Individuos afectados en la familia 1 son “aa” y en la familia 2 son “bb” y presentan sordera. ¿Cuál será el genotipo de esos individuos para el otro gen? Hay una probabilidad próxima a 100% de que sean homocigotos dominantes para el otro gen porque la frecuencia de esas mutaciones en la populación humana es muy baja. Conforme muestra la Figura 12B, hay una probabilidad de 100% que el próximo hijo de la pareja, independientemente del sexo, no sea sordo, porque sería heterocigoto para ambos genes (AaBb).

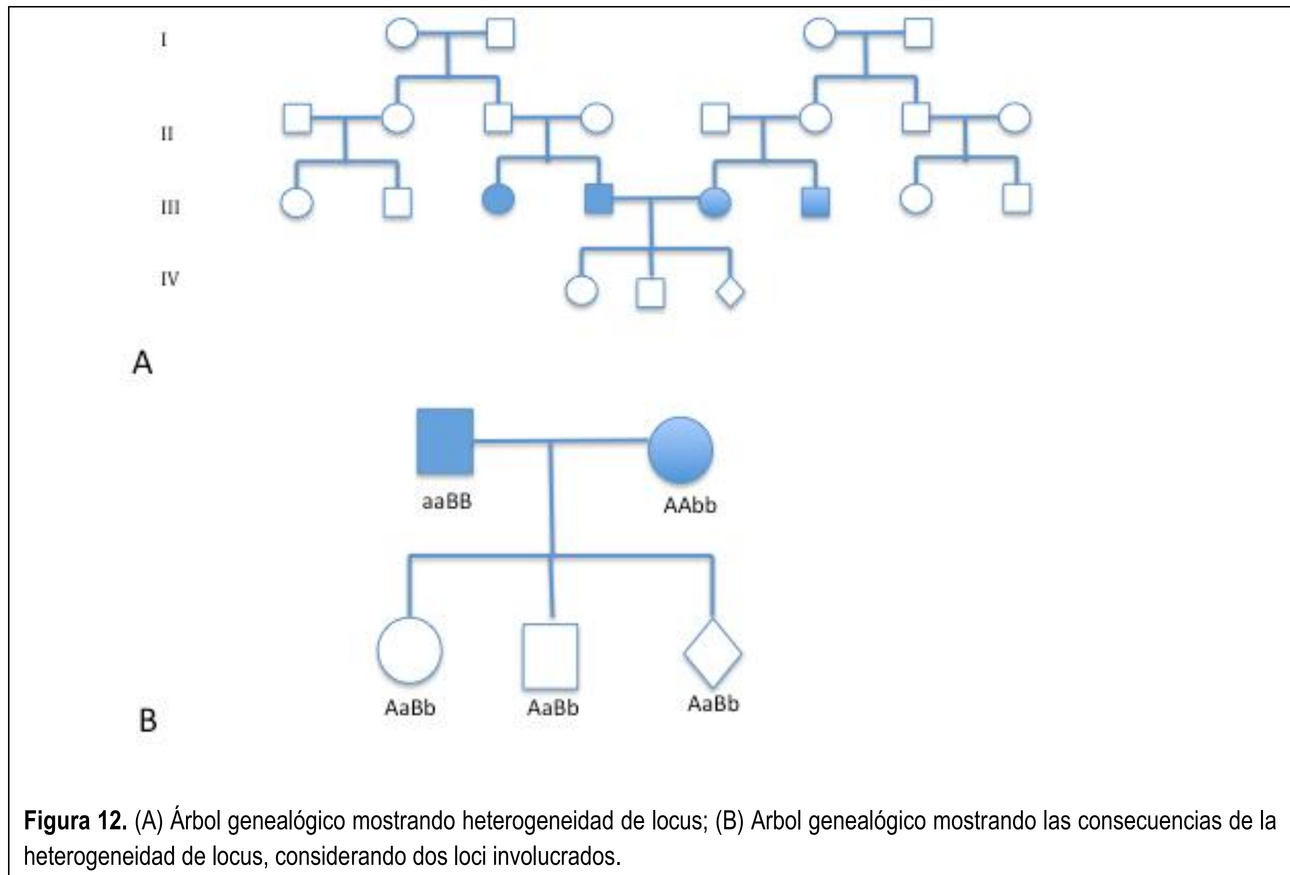


Figura 12. (A) Árbol genealógico mostrando heterogeneidad de locus; (B) Arbol genealógico mostrando las consecuencias de la heterogeneidad de locus, considerando dos loci involucrados.

e. HERENCIA COMPLEJA

La expresión fenotípica de la mayoría de las características morfológicas no es como las características descritas por Mendel, donde tienden a ser todo o nada. Esto es porque son influenciadas por más de un gen y también por el ambiente. Lo mismo se puede decir de las enfermedades de la edad adulta o avanzada donde la herencia es compleja.

Este tipo de herencia presenta la interacción de muchos genes entre sí y de estos genes con el ambiente. Dentro de los genes se puede diferenciar dos clases: los genes principales y los genes secundarios (Figura 13). Las características de la herencia compleja no se muestran como clases distintas, por lo contrario, siguen un patrón aproximado de una curva normal, la curva de Gauss.

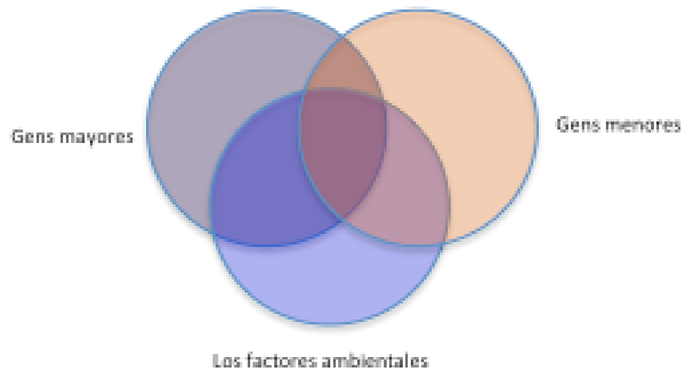


Figura 13: Características del patrón de herencia complejo son definidas por las interacciones entre genes principales, secundarios y factores ambientales.

Ejemplos de herencia compleja son: altura, color de piel, color de los ojos, tipo de pello, distribución de pelo por el cuerpo, formato del rostro, distribución corporal de grasa, presión sanguínea y muchos otros. En relación a las enfermedades de la edad adulta, tenemos las enfermedades cardiacas, diabetes, canceres, enfermedades autoinmunes y alergias.

La Figura 14 presenta un típico árbol genealógico de una característica con herencia compleja. La característica muestra una agregación familiar, o sea, es más común en algunas familias que en otras, pero también es común en la población. Es parecido al patrón autosómico dominante, pero con penetrancia incompleta: hay individuos que presentan el genotipo pero no muestran el fenotipo. La penetrancia incompleta es resultado de: i. Interacción con otros genes – En ese caso hay otros genes directamente relacionados con la característica, por lo que es difícil decir si estamos tratando de un genotipo simple como Aa o de un genotipo complejo con al menos dos genes presentando mutaciones; ii. Interacción con el ambiente; iii. Variación en la edad de expresión - el individuo no muestra la característica por no tener edad suficiente.

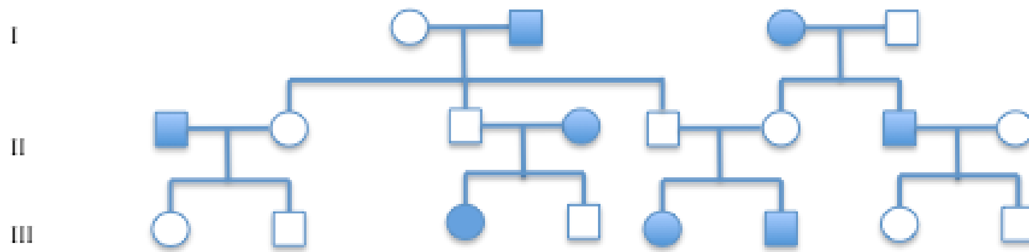


Figura 14: Árbol genealógico mostrando agregación familiar.

En las características de herencia compleja, las mutaciones en genes principales, conocidos como *master genes*, llevan a la expresión de características que no están en la curva de patrón normal, es decir, patologías con mutaciones en los genes secundarios en donde generalmente se muestra variabilidad de la característica normal. Un buen ejemplo de esto es el color de la piel, que involucra varios genes y el ambiente. Mutaciones en los genes principales OCA2, TYR y TYRP1 resultan en ausencia de producción de melanina y cuadros de albinismo y otras enfermedades, y mutaciones en genes secundarios resultan en la variabilidad que vemos asociada a los diferentes colores de piel.

Lo más complicado del estudio de la herencia compleja es la falta de concordancia entre fenotipo y genotipo. No es raro que personas diferentes presenten enfermedades muy similares con genotipos completamente distintos. Estudios más modernos de asociación entre genotipo y fenotipo, los GWAS, muestran que esa correlación es muy pequeña. También se ha demostrado que cada gen puede contribuir con, por ejemplo, solo 1% de la variabilidad de la característica/enfermedad.

4. CONCLUSIONES

A lo largo de la historia, la genética, inicialmente creada a partir de la fisiología, se fue agregando a otras áreas dando origen a nuevos conocimientos e innovaciones. Conocimientos generados en la biología celular, bioquímica y medicina fueron incorporados en la genética en sus primeros años, originando, por ejemplo, la teoría cromosómica de la herencia, las bases citológicas de la herencia y los principios de la genética médica.

Recientemente, conocimientos de las ciencias de la computación y de la biología molecular fueran incorporados originando la nueva área denominada genómica. En el cambio de siglo, empezó un movimiento de estudio holístico, caminando de forma contraria al reduccionismo de décadas pasadas, que involucra todas las áreas de la ciencia para una mejor comprensión de la biología de los sistemas.

Hoy en día, la genética se encuentra nuevamente bastante próxima a la fisiología, biología celular, y todas las demás áreas de la biología y biomedicina, además, por supuesto, de la computación y todas las OMICAS, como epigenómica, metabolómica, transcriptómica, proteómica, entre otras. Equipos multi e interdisciplinares han sido creados con el objetivo de generar un conocimiento más holístico y la válvula conductora central de toda esa nueva forma de abordar el conocimiento es la genética, buscando una mejor comprensión del mundo real.

GLOSARIO

Autógamas: individuos capaces de realizar autofertilización. Común en plantas monoicas (con flores femeninas y masculinas en un mismo individuo).

Bacteriófagos: también conocidos como fagos, son virus que infectan bacterias.

Centrómero: región del cromosoma que mantiene las cromátidas hermanas unidas durante la división celular y que señala donde es el brazo curto del brazo largo del cromosoma.

Citogenética: área de la genética relacionada al estudio de la estructura, función y comportamiento de los cromosomas.

Cromátida: una de las unidades longitudinales de un cromosoma replicado. Las cromátidas hermanas son las hebras madres y nuevas hebras de un mismo cromosoma y que están unidas por el centrómero.

Cromatina: material fibroso que se localizada dentro del núcleo y es pasible de ser colorido con colorantes específicos.

Cromosomas autosómicos: todos los cromosomas que no son los sexuales.

Cromosomas sexuales: son, en el caso de los humanos, los cromosomas X y Y. El cromosoma Y en humanos está directamente relacionado al inicio de la diferenciación sexual masculina.

Eucariota: eu – verdadero, karya – núcleo; célula o individuo cuyas células contienen un núcleo organizado y envuelto por una membrana, como la membrana celular.

Eventos después de la traducción: modificaciones en la proteína que ocurren después de la traducción. Puede ser de tipo conformacional (forma que la proteína asume) o estructural (modificaciones en los amino ácidos que la componen).

Eventos antes de la transcripción: modificaciones que ocurren en el ADN antes de que sea transcrito en ARN por la ARN polimerasa.

Expresión fenotípica: forma como la característica se muestra, sea morfológica o metabólicamente.

Fenotipo: resultado de la interacción entre la información en el genotipo y el ambiente. Resultado de la expresión de un gene.

Genómica: conjunto de ciencias y técnicas dedicadas al estudio integral del funcionamiento, contenido, evolución y origen de los genomas.

Genotipo: información contenida en el material genético para una determinada región, secuencia o gen especifico.

Heredabilidad: conjunto de procesos biológicos que garantizan que cada ser vivo reciba y transmita informaciones genéticas mediante la reproducción.

Heterocigoto: individuo portador de dos alelos diferentes en un mismo locus génico (para la misma característica).

Hibridación: cruce entre especies diferentes, mezcla.

Histonas: principales proteínas que se asocian al ADN promoviendo la compactación cromosómica.

Homocigoto: individuo portador de dos alelos iguales para determinado locus génico.

Raza pura: populación donde todos los descendientes son producidos por autofecundación y exhiben la misma forma para una característica. También puede decirse de una población de individuos donde todos son homocigotos, a pesar de haber sido generados por autofecundación.

Locus génico: local o sitio determinado de un cromosoma en el que se encuentra un gen específico.

Quiasma: punto de unión entre dos cromosomas homólogos, observado durante la metafase; local donde ocurre intercambio de material cromosómico (recombinación, entrecruzamiento, *crossing*-*over*) entre cromosomas homólogos.

AGRADECIMIENTOS.

No gustaría agradecer a la Dra. Victoria Monge Fuentes, por la revisión, al Conselho Nacional de Desenvolvimento Cientifico e Tecnologico y el Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) por las becas y Jackson Laboratory of Genomic Medicine.

SUGERENCIAS DE LECTURAS COMPLEMENTARIAS:

Los artículos de la revista Genética na Escola son especialmente interesantes para una mejor comprensión de la Genética (http://geneticanaescola.com.br/). Algunos artículos del autor de este capítulo:

KlautauGuimarães, MN, Paiva, SG, Oliveira, SF. 2014. Heranca monogênica: além de mendel, além do DNA. Genética na Escola 9(2): 141-145.

KlautauGuimarães, MN, Pedreira, MM, Oliveira, SF. 2014. Tirinhas no ensino: da estrutura, função e conceito de gene. Genética na Escola 9(2): 95-99.

KlautauGuimarães, MN, Oliveira, SF, Moreira, A, Pedrosa, H, AC. 2008. Dinâmica dos alfinetes no ensino de genética. Genética na Escola, 3: 42-46, 2008.

Salim, D; Akimoto, AK, Ribeiro, GGBL, Pedrosa, MAG, Klautau-Guimarães, MN, Oliveira, SF. 2007. O Baralho Como Ferramenta No Ensino De Genética. Genética na Escola. 1: 6-9.

KlautauGuimaraes, MN, Resende, TA, Lobo, JA, Oliveira, SF. 2011. Entendendo a Variação Genética. Genética na Escola. 6: 56-66.

BIBLIOGRAFIA CITADA

Bateson, W, Saunders, ER, Punnett RC. 1904. "Report II. Experimental studies in the physiology of heredity" Reports to the Evolution Committee of the Royal Society. http://archive.org/details/RoyalSociety.ReportsToTheEvolutionCommittee.ReportIi.Experimental.

Dahm, R. 2008. Discovering DNA: Friedrich Miescher and the early years of nucleic acid research. Hum Genet 122:565–581.

Griffith, F. 1928. The significance of pneumococcal types. J. Hyg. 27: 113- 159.

Hershey, AD, CHASE, M. 1952. Independent functions of viral protein and nucleic acid in growth of bacteriophage. The Journal of general physiology, 36: 39-56.

Lederberg, J. 1994. The transformation of genetics by DNA: an anniversary celebration of AVERY, MACLEOD and MCCARTY. Genetics 136: 423-426.

Meyer, LMN, Bomfim, GC, El-Hani, CN. 2013. How to Understand the Gene in the Twenty-First Century? Science & Education 22 (2): 345-374.

Nirenberg, MW, Matthaei, JH. 1961. The dependence of cell-free protein synthesis in E. coli upon naturally occurring or synthetic polyribonucleotides. PNAS 47: 1589-1602.

O'Connor, C, Miko, I. 2008. Developing the chromosome theory. Nature Education 1(1):44. http://www.mendelweb.org/MWpaptoc.html.

Sutton, WS. 1902. On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna. Biological Bulletin 4, 24–39.

Sutton, WS. 1903. The chromosomes in heredity. Biological Bulletin 4, 231–251.

Watson, JD, Crick, FHC. 1953. Molecular Structure of Nucleic Acids. A Structure for Deoxyribose Nucleic Acid. Nature 171: 737-738.

Gentile, F, Moretti, M, Limongi, T, Falqui, A, Bertoni, G, Scarpellini, A, Santoriello, S, Maragliano, L, Zaccaria, RP, di Fabrizio E. 2012. Direct Imaging of DNA Fibers: The Visage of Double Helix. Nano Lett. 12, 6453−6458.

CAPÍTULO 6. EXPLORANDO AL ORDEN PRIMATES: LA PRIMATOLOGÍA COMO DISCIPLINA BIOANTROPOLÓGICA.

MARTÍN KOWALEWSKI[1]; BERNARDO URBANI[2]; MARCELO TEJEDOR[3]; LUCIANA OKLANDER[4]

[1] Estación Biológica Corrientes-Museo Argentino de Cs. Naturales BR. Corrientes, Argentina. martinkow@gmail.com
[2] Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela. burbani@illinois.edu
[3] Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET), Puerto Madryn, Argentina. tejedor@cenpat-conicet.gob.ar
[4] Instituto de Biología Subtropical (IBS-CONICET), Misiones, Argentina. lulaok@gmail.com

Primatus sum, nihil primatum mihi alienum puto (Yo soy un primate; Nada acerca de los primates me es extraño [Hooton, 1955]).

La primatología, como la antropología no tiene límites intelectuales, todo acerca de los primates está incluida en ella (Rodman, 1999).

Los antropólogos le han dado poca importancia a los Primates del Nuevo Mundo porque no están en la tendencia principal de estudio de la evolución de los homínidos. Sin embargo, los platirrinos proveen ejemplos excelentes de paralelismos que ayudan a esclarecer principios generales para todos los primates (Kinzey, 1997)

1. INTRODUCCIÓN

¿Por qué es importante el estudio de la primatología como parte de la antropología biológica? La función de la primatología en la antropología es explorar e investigar los orígenes de los humanos y el origen de la naturaleza humana utilizando comparaciones morfológicas y comportamentales con primates vivientes, primates fósiles y los mismos humanos (Rodman, 1999; Silk y Boyd, 2005). De hecho, cuanto más se conoce acerca del comportamiento de los primates, más se comprende que los diferentes comportamientos de alimentación, de desplazamientos y sociales están interrelacionados y posiblemente dependen además de la estructura, composición y estacionalidad de los ambientes donde viven (Kinzey, 1997; Brokman y van Schaik, 2005). Más aún, el estudio de primates no humanos, se basa, además, en la idea de que la selección natural promueve la existencia de organismos similares en ambiente similares; por lo tanto, explorar los patrones diversos de comportamiento y morfología de los primates en relación con el ambiente donde viven, puede ayudarnos a comprender cómo posiblemente la evolución modeló adaptaciones en respuesta a diferentes presiones selectivas. Entre los primates, los platirrinos constituyen un interesante modelo instructivo para estudiar el comportamiento de los homininos tempranos –en la búsqueda de homologías- (Kinzey, 1997). Los humanos y los primates no humanos comparten variados aspectos de la morfología, fisiología y desarrollo; además, tienen un sistema visual complejo, la habilidad de asir con manos y pies, y compartimos algunas características de historia de vida como un periodo juvenil extenso y grandes cerebros en relación al tamaño del cuerpo. Existen dos amplias ramas principales dentro de la primatología: (1) la paleoprimatología (Tejedor, este volumen) que explora e interpreta la evidencia fósil en la evolución de los primates, y (2) el estudio del comportamiento y la ecología de los primates vivientes. En este segundo punto y capítulo, se abordará en primer lugar los aspectos que definen a un primate y la morfología de los primeros primates del continente americano. En cuanto a la resolución de conflictos taxonómicos supraespecíficos para los primates platirrinos, hacemos notar se ha arribado a un consenso con la convergencia casi generalizada de los resultados entre estudios morfológicos y moleculares (Schneider y Rosenberger, 1996), con la sola excepción del género *Aotus*, que para las filogenias moleculares aparece vinculado a los Cebidae (ver Schneider, 2000), en tanto los aportes desde la morfología, ecología y comportamiento los relacionan cercanamente a los Pitheciidae (Rosenberger, 1979 et seq.). También, se explorará en torno al comportamiento de los primates y cómo y por qué se estudia; viajando desde aspectos evolutivos hasta los factores ecológicos y sociales que influyen su la estructura social. Finalmente, se destacan áreas noveles de estudio en primatología, como conservación, etnoprimatología, primatología molecular, y primatología cognitiva. Para ello, nos centraremos en los primates que habitan en los bosques del continente americano,

también llamados primates neotropicales, primates del Nuevo Mundo, o más específicamente platirrinos. En un primer lugar se presentará una clasificación de los primates no humanos vivientes, para luego concentrarnos en los primates neotropicales con los cuales se abordará en forma concisa temas principales del comportamiento y ecología de los primates. Se presentaran los sitios de estudios a largo plazo y su relevancia en nuestra región, y se finalizará con una guía rápida para hacer trabajos de campo con primates no humanos a modo de anexo.

2. CLASIFICACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LOS PRIMATES VIVIENTES

La clasificación de los Primates, como la de cualquier organismo, debe estar sustentada en bases filogenéticas. Esto implica que las distintas categorías taxonómicas serán el reflejo de su evolución monofilética, esto es, descendientes de ancestros comunes. En tiempos pasados, los primates eran clasificados en lo que hoy informalmente se conocen como "prosimios" (lemuriformes, tarsiformes, y grupos relacionados), en comparación con los "verdaderos" monos y simios, que abarcaban el resto de los grupos gradísticamente más complejos. Hoy se entiende la clasificación del Orden Primates desde una órbita netamente filogenética (Ver Anexo I en Tejedor, este volumen), y así encontramos dos categorías subordinales, como son los Haplorhini y Strepsirrhini.

Pero antes de considerar las distintas categorías taxonómicas, cabe preguntarse qué es un primate y cuáles son sus características fundamentales. Para caracterizarlos, debemos hallar rasgos compartidos por todos los miembros del orden, y que a su vez se diferencien del resto de los órdenes de mamíferos. Entonces contamos las siguientes adaptaciones para definir a los primates de aspecto anatómicamente modernos, o Euprimates (=verdaderos primates), que incluyen precisamente haplorrinos y estrepsirrinos (ver Silcox, 2001):

1) Alargamiento de las falanges de pies y manos, pulgares oponibles y presencia de uñas planas en lugar de garras. Estos caracteres forman un complejo adaptativo para la prensión.
2) Adaptaciones de los miembros posteriores para el salto, que implica el alargamiento de los mismos en relación a los miembros anteriores.
3) Mejoramiento del sistema visual, que involucra el agrandamiento de las órbitas y su tendencia a la frontalización, y la presencia de una barra postorbital que separa las cavidades orbitarias de las fosas temporales; esto último es una importante característica que definirá, en cierto modo, las direcciones evolutivas de estrepsirrinos y haplorrinos (ver más abajo). Estas adaptaciones estarían relacionadas directamente con el mayor tamaño y complejidad del cerebro de los

primates, que a su vez se vincula con la reducción del aparato olfatorio; cabe esperar que el último sea una consecuencia del uso óptimo de las adaptaciones visuales.

4) Adquisición de caracteres dentarios asociados con una dieta más herbívora o frugívora, en lugar de las primitivas adaptaciones más estrictamente insectívoras de los ancestros de los primates. Esto implica un desarrollo de dientes de aspecto más bunodonte, es decir, con coronas y cúspides más bajas, crestas menos filosas, y cuencas más amplias que facilitarían una mejor masticación sobre alimentos de origen vegetal.
5) La presencia de una bulla auditiva (cavidad que encierra a los pequeños huesos del oído medio) formada por la expansión del hueso petroso en el complejo temporal, en lugar del entotimpánico, este último característico de todos los mamíferos. Esto se ha considerado una característica -y quizás la única- exclusiva del orden Primates. No obstante, su valor adaptativo es puesto en duda.

Pero para explicar estas adaptaciones es necesario estimar el tiempo de divergencia del orden Primates respecto a otros mamíferos placentarios. En general, es aceptado que los primates divergen intraordinalmente antes del límite Cretácico-Terciario (aproximadamente 65 millones de años), y el momento de divergencia se estima cercano a los 80 millones de años (Springer et al., 2003), aunque los registros más antiguos que hoy poseemos (ver Tejedor, este libro), datan del límite Cretácico-Terciario o el Paleoceno más temprano. Es decir, debieron ocurrir una sucesión de eventos que quedan aún por develar, y de este modo, los grupos más antiguos de mamíferos con características primatoideas (por ej., Plesiadapiformes), podrían haber derivado de un stock común también a los Euprimates.

La caracterización de los primates vivientes está enmarcada, como se mencionara más arriba, en dos subórdenes: Strepsirrhini y Haplorhini (ver Figuras 1 y 2).

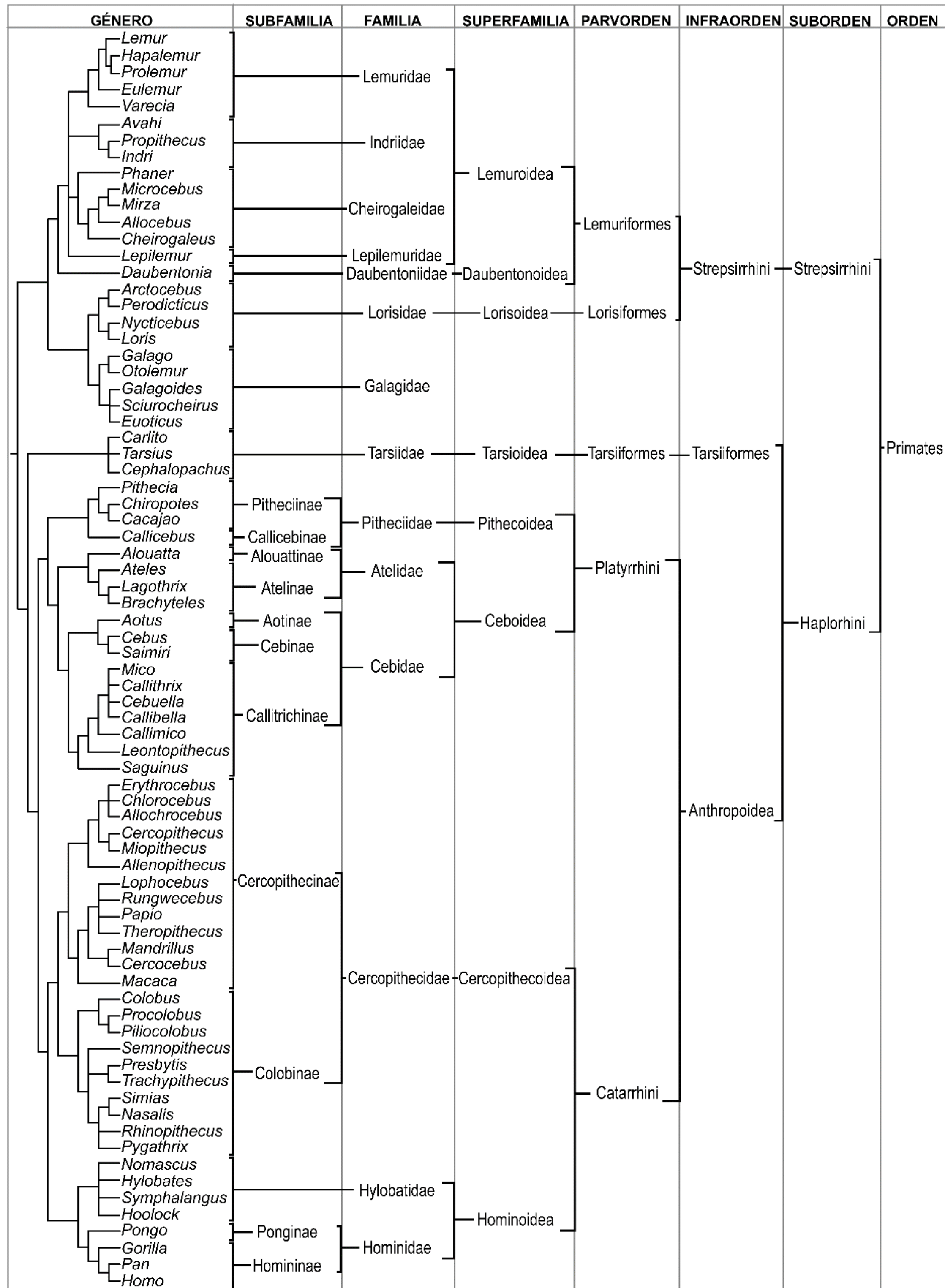


Figura 1: Cladograma que refleja las relaciones filogenéticas de los géneros de primates vivientes (modificado de Fleagle, 2013). La posición de *Aotus*, no obstante, es controversial y difiere en los estudios morfológicos y moleculares; en el presente trabajo, se incluye dentro de los Pitheciidae.

a. Suborden Strepsirrhini

Los Strepsirrhini incluyen a los lemures, lorises, y galagos, y se caracterizan por tres adaptaciones exclusivas: 1) la presencia de un “peine dental” formado por los incisivos y caninos inferiores implantados horizontalmente, cuya utilidad se aplica al acicalamiento; 2) la faceta fibular expandida lateralmente en el astrágalo (hueso del pie); 3) la presencia de una garra de acicalamiento en el segundo dígito del pie.

El cráneo de los estrepsirrinos suele tener hocico alargado, órbitas relativamente frontalizadas, y presencia de una barra postorbital que, no obstante, no se extiende encerrando la órbita posteriormente. Entre los estrepsirrinos más populares hallamos al infraroden Lemuriformes de Madagascar, que incluyen a los tradicionales lemures y al extraño aye-aye, género *Daubentonia*, quizás el primate adaptativamente más divergente que se conoce; posee grandes orejas y denso pelaje, una reducción drástica de los elementos dentarios (reducción a un incisivo, pérdida de los caninos, reducción a un premolar), los incisivos de aspecto rodentiforme y crecimiento prolongado, al modo de los roedores, y la inusual presencia del tercer dígito de las manos exageradamente alargado y grácil, que le permite capturar insectos en oquedades de los árboles. Las particularidades de Madagascar y su prolongado aislamiento respecto de África, lo transformaron en un escenario ideal para la amplia radiación de los lemuriformes, exclusivos de esta isla, que constituyen una de las principales radiaciones de primates vivientes con 15 géneros diferenciados (Fleagle, 2013).

El otro infraorden de estrepsirrinos lo constituyen los Lorisiformes, que agrupan lorises y galagos de África y Asia. Estos primates comparten las mencionadas características anatómicas de los estrepsirrinos, pero han radiado en zonas continentales y su distribución geográfica abarca regiones distantes y con ambientes heterogéneos que propiciaron su diversificación. Galagos y lorises poseen hábitos nocturnos, pero se diferencian fundamentalmente en su modo de locomoción, que condiciona la estructura diferencial de su esqueleto postcraneal; mientras los galagos son ágiles saltadores, los lorises poseen movimientos lentos con predominancia de hábitos trepadores. Más allá del carácter estrictamente africano de los galágidos y su diversidad de cinco géneros, los lorísidos se han diversificado y extendido geográficamente más que ningún otro estrepsirrino viviente, habiéndose descripto tres géneros en África y dos en Asia (Fleagle, 2013).

b. Suborden Haplorhini

Los haplorrinos nos incluyen a los humanos y sus inmediatos ancestros, y en términos generales, han recibido mayor atención que los estrepsirrinos, pese a que las adaptaciones de ambos grupos sean tan igualmente diversas e inusuales en ciertos casos.

Infraorden Tarsiiformes

Pero más que nada, los últimos debates establecidos en torno a la filogenia y clasificación de los primates, se centraron en la posición del Infraorden Tarsiiformes, que incluye a los actuales társidos formados por los géneros *Tarsius, Carlito* y *Cephalopachus*, todos habitantes del sudeste asiático. Como se mencionó arriba, originalmente fueron considerados como "prosimios" junto con los estrepsirrinos. Pero la carencia de "peine dental", un carácter universalmente compartido por los estrepsirrinos, el acortamiento del hocico y reducción del complejo nasal, así como el cierre posterior de las órbitas, hacen de los tarsiformes un grupo vinculado a los haplorrinos. Las similitudes con los estrepsirrinos pueden interpretarse como caracteres primitivos retenidos y, por ende, sin valor en la construcción filogenética. Los társidos tienen particulares adaptaciones, incluyendo un muy pequeño tamaño corporal, con apenas más de 100 gramos de peso; enormes órbitas que en volumen supera su propio tamaño cerebral, y denotan sus hábitos nocturnos; gran desarrollo de pies y manos, con dígitos elongados y huesos tarsales del pie muy elongados; y unos dientes de coronas amplias y relieve cortante que refleja sus hábitos como depredadores de insectos y pequeños vertebrados.

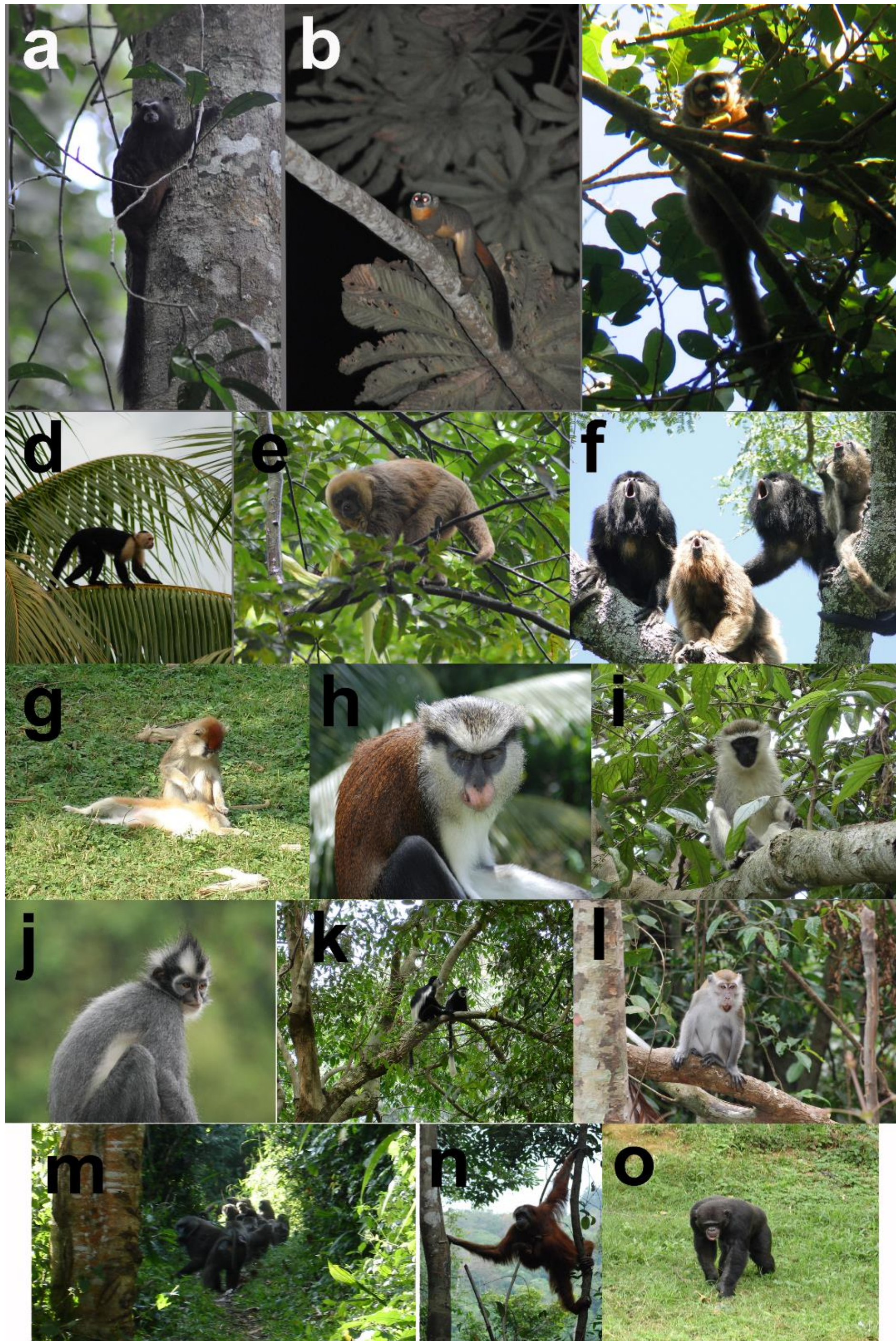


Figura 2: Algunos representantes del orden Primates. *A) Saguinus fuscicollis, b) Aotus nigriceps, c) Aotus azarae, d) Cebus capucinus, e) Sapajus flavius, f) Alouatta caraya, g) Erythrocebus patas, h) Cercopithecus mona, i) Chlorocebus pygerythrus, j) Presbytis thomasi, k) Colobus guereza, l) Macaca fascicularis, m) Papio anubis, n) Pongo abelli, o) Pan troglodytes.*

INFRAORDEN ANTHROPOIDEA

Este grupo incluye a los parvórdenes Catarrhini y Platyrrhini, denominados respectivamente monos del Viejo Mundo y del Nuevo Mundo. En términos generales, ambos grupos se diferencian anatómicamente respecto de los estrepsirrinos y, en ciertos casos, de los tarsiformes. Los antropoideos poseen un hueso frontal fusionado, del mismo modo que la sínfisis mandibular (contrariamente a los "prosimios" que poseen un hueso frontal par con sutura metópica, y una sutura en la sínfisis mandibular); el tamaño del cerebro es definitivamente mayor; la cavidad orbitaria está completamente cerrada por la pared postorbitaria expandida a partir de la barra lateral; y hay ausencia de garra de acicalamiento y peine dental. La dentición de los antropoideos es distintiva al tener bien diferenciados los caninos respecto a los incisivos, los primeros nunca se proyectan horizontalmente y los segundos suelen ser de corona bien elevada sobre el plano oclusal, muchas veces con carácter dimórficos para machos y hembras. Los incisivos se implantan en posición más vertical, con mayor o menor procumbencia en ciertos casos. Incisivos y caninos constituyen los dientes anteriores encargados de la prensión de los alimentos, en tanto los dientes postcaninos (algunas veces puede considerarse el premolar más anterior como parte del complejo de dientes anteriores) desarrollan una estructura muy variada de acuerdo al amplio espectro adaptativo para la alimentación. Los antropoideos varían desde formas depredadoras sobre insectos, vertebrados, e incluso otros mamíferos, hasta formas herbívoras más estrictas, frugívoras u omnívoras. Estos hábitos determinan las particulares adaptaciones de los molares, con morfologías tan útiles para la clasificación.

Parvorden Catarrhini.

Como "monos del Viejo Mundo", antecede que su distribución geográfica actual abarca los continentes africano y asiático, con la excepción de una sola especie del género *Macaca* en el Peñón de Gibraltar, al extremo sudoccidental de Europa. El nombre catarrino (del griego *kata*, hacia abajo, y *rhinos*, nariz) indica la forma de la nariz, con aspecto estrecho y aberturas nasales hacia abajo. Los catarrinos pueden dividirse en las superfamilias Cercopithecoidea y Hominoidea. Los primeros incluyen a los "monos", en tanto los últimos agrupan a los llamados "simios", esto es, los actuales gorila, chimpancé, orangután, gibón y siamang, conjuntamente con los humanos. Los cercopitecoideos son muy exitosos y diversos, y pueden considerarse los más derivados entre los catarrinos, considerando algunos géneros con aspecto notoriamente divergente. Entre las características distintivas que los diferencias de hominoideos, encontramos la estructura bilofodonte de los molares, implicando un aspecto relativamente uniforme que escasamente se diferencia entre las distintas familias. Dos grandes agrupamientos se incluyen entre los cercopitecoideos: los cercopitecinos y los colobinos, diferenciados básicamente en sus hábitos alimentarios, siendo los primeros especialmente

frugívoros, en tanto los colobinos son más herbívoros, siendo esto último un condicionante para su complejo aparato digestivo similar a los rumiantes. En cuanto al modo locomotor, los colobinos suelen tener miembros posteriores más largos, mientras que los cercopitecinos son cuadrúpedos más generalizados con miembros de similar longitud.

Los hominoideos actualmente están formados por solo ocho géneros, *Pan, Gorilla, Pongo, Homo, Hylobates, Hoolock, Nomascus* y *Symphalangus,* y poseen adaptaciones variadas dentro de un espectro morfológico relativamente similar. Estos son los llamados "simios", y entre los aspectos llamativos se halla la ausencia de cola en todos sus miembros. Los dientes, que son distintivos en los mencionados cercopitecoideos, toman en los hominoideos un aspecto diferencial, con una amplia cuenca de talónido y una disposición de cinco cúspides principales, con aspecto netamente bunodonte en lugar de bilofodonte. Gorilas y chimpancés habitan el continente africano, en tanto orangutanes, gibones actualmente se distribuyen en el sudeste asiático. Los únicos hominoideos cosmopolitas son los humanos.

Los gibones (*Hylobates, Symphalangus, Nomascus, Hoolock*) se agrupan en la Familia Hylobatidae, y son los hominoideos de menor tamaño corporal y presentan adaptaciones extremas a la braquiación - hábitos suspensores, con los miembros anteriores más largos que ningún otro primate viviente, en relación a los posteriores. Los Hominidae incluyen a los llamados "simios mayores" y a los humanos. Esta clasificación actual se sostiene sobre bases filogenéticas, considerando que los cuatro géneros de homínidos (*Pongo, Pan, Gorilla, Homo*) han compartido un antepasado común. El orangután (*Pongo*) es otro braquiador de mayor tamaño corporal y hábitos solitarios, mayormente un herbívoro, y el único homínido actual (a excepción de *Homo*) que se distribuye en Asia, en selvas del sudeste asiático, Sumatra y Borneo. Es sabido que la constitución genética acerca más a los chimpancés y gorilas con los humanos, en particular al chimpancé pigmeo (*Pan paniscus*), con más del 98% de similitudes. El genoma de los humanos básicamente difiere por un proceso de translocación robertsoniana, donde mediante una fusión del cromosoma 2 del chimpancé se produjo la reducción a 23 pares de cromosomas en humanos.

PARVORDEN PLATYRRHINI.

En el Nuevo Mundo hallamos a los platirrinos, hoy distribuidos en la Región Neotropical que abarca Centro y Sudamérica. Estos primates se consideran el grupo hermano de los catarrinos, con una posible divergencia a partir de ancestros africanos, por lo cual comparten numerosas características anatómicas. No obstante, los dientes de los platirrinos conservan un premolar adicional (tres premolares de cada lado de mandíbula y maxilar), y en general los molares presentan una estructura más conservadora de un patrón primitivo, con amplias cuencas de masticación, y para nada comparable a los bilofodontes cercopitecoideos

del Viejo Mundo. Los platirrinos se diversificaron considerablemente produciendo tres familias reconocidas actualmente. Los Pitheciidae (*Pithecia, Chiropotes, Cacajao, Callicebus, Aotus*) que se caracterizan por poseer ciertas adaptaciones al salto en sus formas avanzadas (*Pithecia, Chiropotes, Cacajao*), así como una peculiar y poderosa dentición, con incisivos procumbentes, enormes caninos, y molares extremadamente bajos y de escaso relieve oclusal, en respuesta a sus hábitos alimenticios como comedores de frutos duros y semillas. Los Atelidae incluyen a los platirrinos de mayor tamaño corporal, tales como los monos aulladores (*Alouatta*) y los muriquies (*Brachytele*s), e incluso formas especializadas para la braquiación, como el mono araña (*Ateles*), que incluso llega a reducir de modo extremo o perder el dedo pulgar de la mano. Los Cebidae están conformados por dos grupos algo divergentes en morfología y comportamiento, de modo que cabe destacar las correspondientes subfamilias. Por un lado, los Cebinae (*Cebus*, *Saimiri*) poseen el tamaño cerebral proporcionalmente mayor -en relación al peso corporal- entre todos los antropoideos. En la actualidad este género se propuso dividirlo en dos géneros nuevos, *Sapajus y Cebus*, siendo el primer grupo, los capuchinos “robustos” y el segundo, los “no-robustos”. Con nuevas evidencias desde la biogeografía, algunas pautas comportamentales y la genética molecular se ha estimado una divergencia evolutiva entre los capuchinos de la cuenca amazónica (*Cebus* sp.) y aquellos distribuidos en la mata atlántica (*Sapajus* sp.) (Lynch Alfaro et al., 2012a, 2012b, 2012c). Sin embargo todavía no existe un consenso absoluto entre los taxónomos (Rylands et al., 2012). Los Callitrichinae (*Callithrix, Cebuella, Leontopithecus, Saguinus, Callimico*) presentan un muy reducido tamaño corporal (son los platirrinos más pequeños) y ciertas características inusuales como dos crías por parto, presencia de garras en lugar de uñas planas, y pérdida del tercer molar (a excepción de *Callimico*, que tiene una cría y conserva el tercer molar).

3. LOS GRUPOS DE PRIMATES NEOTROPICALES Y ALGUNAS DE SUS CARACTERÍSTICAS

En general los primates están restringidos a áreas tropicales y subtropicales. Se encuentran en diversos hábitats que incluyen todos los tipos de bosques tropicales, sabanas, manglares, pastizales y bosques de altura. Algunas especies de platirrinos también se extienden hacia importantes altitudes demostrando una habilidad para enfrentar fluctuaciones intensas de condiciones ambientales. Por ejemplo, existen poblaciones de aulladores, *Alouatta seniculus,* que habitan en selvas a más 2000 m y 3200 m en Colombia entre otros primates andinos (Alberico et al., 2000; Morales-Jiménez, 20o2; ver también el nuevo volumen sobre primates que habitan a altas altitudes de Grow et al., 2014). Los platirrinos poseen una importante variedad en tamaños del cuerpo, dieta y organización social (Digby et al., 2011; Di Fiore et al.,

2011; Fernández-Duque, 2011; Jack, 2011; Norconk, 2011; Fernández-Duque et al., 2012). Todas las especies son diurnas (salvo la mayoría de las especies del género *Aotus*, que también pueden ser catemerales), arbóreas y viven en áreas de bosques (ya sean remanentes o degradados por acción antrópica). La mayoría de las especies son cuadrúpedas, y en los atélidos, la cola es utilizada en forma prensil, en tanto algunas especies como los *Ateles* y *Brachytele*s se balancean entre los árboles (Di Fiore et al., 2011).

a. Pitécidos: Primates depredadores de frutos duros y semillas

Hace poco tiempo fue publicado un libro sobre este grupo de primates que resume en forma concisa y establece el estado-del-arte de los estudios en este grupo: *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris* por Veiga et al. (2013). Hay tres géneros incluidos en este grupo también conocidos como sakis: *Pithecia, Chiropotes*, y *Cacajao*. Una característica de este grupo (junto a *Callicebus)* es que son monos pequeños con unos 3 kg aproximadamente, y una dentición adaptada a procesar frutas y semillas duras que son difíciles de obtener para otros primates (Kinzey y Norconk, 1993; Norconk y Veres, 2011; Bowler y Bodmer, 2011). Los sistemas sociales son diversos como en otros primates neotropicales, aunque la mayoría viven en sistemas fluidos tipo fusión-fisión o grandes grupos que se dividen en pequeñas unidades de alimentación (Norconk y Kinzey, 1994; Defler, 2003; Bowler and Bodmer, 2009). En el caso de los calicebinos, están en un extremo de un continuo y forman grupos cohesivos, pequeños, de parejas que parecerían representar el patrón monógamo clásico (van Schaik y Kappeler, 2002; Norconk, 2011). En general forman pares territoriales, los adultos son monomórficos y poseen mecanismos sociales y fisiológicos que promueven y refuerzan las relaciones entre parejas (Menzel, 1986; Mason y Mendoza, 1998; Schradin et al., 2003; Norconk, 2011). A pesar de ser principalmente arbóreos, presentan ciertas actividades en el suelo (ver Barnett et al., 2012)

b. Aotinos: nocturnidad y monogamia en el Neotrópico

Pertenecen a la misma familia que los anteriores (salvo discrepancias de algunas filogenias moleculares, que los colocan entre los cébidos), y son también conocidos como monos de noche (único género *Aotus*), únicos monos nocturnos del mundo, con una subespecie, *Aotus azarai azarai,* que vive en al extremo sur de la distribución del género y tiene patrones de actividad catemeral (Fernández-Duque y Eckert, 2006; Fernández-Duque et al., 2010; Fernández-Duque, 2011). Además del libro *Aotus: The owl monkey,* editado por Baer et al. (1994), una de las revisiones más importantes del género se encuentra en el libro *Primates in Perspective* de Campbell et al. (2011), en el capítulo sobre Aotinos de Fernández-Duque (2011). Extienden su rango de distribución desde Panamá hasta Argentina. Son de tamaño mediano, sin dimorfismo

sexual, tienen piernas relativamente largas así como también sus colas. A diferencia de otros primates neotropicales, tienen "almohadillas" en sus manos y pies, un pulgar apenas oponible, y una uña de acicalamiento tipo garra en el segundo digito de cada pie. Una característica importante son las grandes órbitas oculares, posiblemente asociadas a su vida nocturna, se alimentan primariamente de frutos, y además incorporan hojas, flores e insectos (p. ej. Wright, 1986, 1994; Arditti y Placci, 1990; Arditti, 1992; Ganzhorn y Wright, 1994). Viven en general en grupos pequeños con áreas de acción que se superponen entre los grupos (ver revisión Fernández-Duque 2011) y son, por lo tanto, considerados monógamos sociales (Fuentes, 1999; Kinzey, 1997; Robinson et al., 1987). Una particularidad en este grupo es cómo los machos participan del cuidado de las crías, con un patrón similar al encontrado en *Callicebus* (Wright, 1984; Rotundo et al., 2002, 2005; Fernández-Duque, 2011; Huck y Fernández-Duque, 2013). Sin embargo, como sugiere Fernández-Duque (2011), la mejor descripción para el sistema de apareamiento en este grupo sería la de monogamia serial, con tasas altas de reemplazo de machos en la historia de una unidad social (Fernández-Duque et al. 2008).

c. Atélidos: grandes primates del continente americano

Este grupo tiene la mayor distribución dentro de Latinoamérica, desde Argentina hasta México (*Alouatta*) y está formado por géneros con cola prensil: *Alouatta* o monos aulladores, *Ateles* o monos arañas, *Brachyteles* o muriquis, y *Lagothrix* o monos lanudos. Recientemente se han editado libros donde se presentan estudios diversos y actuales en tres de estos géneros: *Spider Monkeys: The Biology, Behavior and Ecology of the Genus Ateles,* por Campbell (2008); *The Woolly Monkey: Behavior, Ecology, Systematics, and Captive Research,* por Defler y Stevenson (2014), así como *Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics and Morphology,* por Kowalewski et al. (2015), y *Howler Monkeys: Behavior, Ecology and Conservation,* por Kowalewski et al. (2015). Además existe una completa revisión que incluye los cuatro géneros (Di Fiore et al., 2011). Son los primates neotropicales de mayor tamaño corporal, con individuos que llegan a pesar más de 15 kg. Y en el caso de *Alouatta*, los machos llegan a pesar un 25% más que las hembras, y dos especies, *A. caraya* y *A. guariba,* presentan dicromatismo sexual. Los monos lanudos también tienen dimorfismo sexual, mientras que los monos araña y los muriquies son monomórficos sexualmente. Dentro del grupo, *Alouatta* invierte un gran porcentaje de su tiempo alimentándose de hojas en comparación con los otros grupos. Sin embargo, al igual que las otras especies tienen una dieta variada conformada por diversos ítems alimenticios, y en varios casos y en momentos particulares del año, las frutas y flores son los alimentos más importantes. Los *Brachyteles* o muriquis también tienen una dieta donde las hojas a veces son importantes y poseen ciertas adaptaciones para procesarlas. En algunas poblaciones de

monos lanudos, se reportó el uso de insectos en algunos momentos del año, lo que llama la atención por su tamaño (Fleagle, 2013). Los muriquis, a diferencia de los aulladores y monos lanudos, y similar a los monos araña o *Ateles*, tienen extremidades largas y se movilizan muchas veces en el bosque mediante braquiación. Si bien todos los géneros poseen una variedad de sistemas de organización social, que van de estructura de parejas, harén y grupos multimacho-multihembra, los monos araña poseen un sistema de fisión-fusión que los caracteriza, similar al intensamente estudiado en chimpancés (Symington 1988, 1990; Asensio et al., 2008, 2009). Son grupos grandes, que generalmente durante un día o más se separan en pequeñas unidades de forrajeo, manteniendo contacto auditivo. Estas unidades están en general formadas por una o dos hembras y sus crías y grupos de machos. Similares a los *Brachyteles*, no hay diferencias en tamaño entre hembras y machos, e inclusive las hembras poseen un clítoris pendular que a veces se confunde con un pene. En el otro extremo, los aulladores forman unidades cohesivas que se pueden dividir por cortos periodos durante la sesiones de alimentación (Bezanson et al., 2008). Mientras que en los aulladores ambos sexos pueden dispersar (Crockett y Eisenberg, 1987; Kinzey, 1997; Rumiz, 1990), la dispersión parece ser facultativa en *Alouatta caraya*, en particular, en casos en que los costos de dispersión aumenten, el sexo dispersante es el macho y el filopátrico la hembra (Oklander et al., 2010). Di Fiore et al. (2011) considera que el sexo que dispersa más es la hembra, ya que dispersan más lejos y se mueven a mayores distancias que los machos, quienes al dispersar tratan de tomar otros grupos solos o en coaliciones y echar a los machos centrales (Gaulin y Gaulin, 1982; Crockett y Pope, 1993; Pope 1990; 2000). En el caso de los *Ateles*, las hembras constituyen el sexo dispersante (Symington, 1988, 1990; ver Aureli et al. 2013 para dispersión de machos), lo mismo que en *Lagothrix* (Nishimura, 1990, 2003; Stevenson et al., 1994; Stevenson, 2006) y *Brachyteles* (Strier, 1992a, 1992b, 1994, 1997).

d. CEBINOS: PRIMATES CON GRANDES CEREBROS EN RELACIÓN CON SU MASA CORPORAL

En este grupo vamos a describir a los capuchinos (*Cebus, Sapajus*) y los monos ardilla (*Saimiri*). Con respecto a estos géneros se han publicado libros y revisiones completas sobre sus características principales: *The Squirrel Monkey,* editado por Rosenblum y Cooper (1968), *The Complete Capuchin: The Biology of the Genus Cebus,* de Fragazy et al. (2004), y el capítulo *The Cebines,* de Jack (2011), en el libro *Primates in Perspective* (Campbell et al. ,2011). Los capuchinos están caracterizados por tener la mayor relación cerebro-tamaño de cuerpo, pulgares semioponibles, y en varios sitios se describió el uso de objetos (por ej., rocas para abrir nueces). *Sapajus* posee algunas adaptaciones en la dentición para abrir nueces. Son de mediano tamaño (hasta 3.5 Kg) y sexualmente dimórficos (machos con pesos de aproximadamente 25% más que las hembras), y en general presentan jerarquías lineales de dominancia importantes con

machos y hembras alfa. Tras los monos aulladores, *Cebus* es el género con mayor distribución en América Latina.

Los monos ardilla son primates pequeños (menos de 1 kg aproximadamente) y, como los capuchinos, incorporan insectos en la dieta, además de frutos y otros ítems variados del bosque; y poseen una relación importante de cerebro/tamaño del cuerpo. A diferencia de capuchinos que se encuentran en múltiples hábitats que van desde selvas húmedas y bosques secos a hábitats altamente disturbados, *Saimiri* es más común en bosques tropicales de baja altura y bosques secundarios (Boinski et al., 2002; ver Sussman, 2000 para una revisión completa del género). Pueden vivir en grupos multihembra-multimacho muy grandes, se han reportado grupos de hasta 300 individuos, aunque aparentemente constituían uniones temporarias de múltiples grupos (Boinski et al., 2005; Sussman, 2002).

Como el resto de los platirrinos, estos géneros tampoco muestran signos evidentes de ovulación, y como otras especies también, existen copulas de hembras con múltiples machos y fuera del ciclo ovulatorio (Dixson, 1998; Di Fiore et al., 2011). En el caso de los *Saimi*ri, y a diferencia de *Cebus*, se reproducen estacionalmente en un periodo aproximado de dos meses en el año, y aparentemente las hembras son sexualmente activas durante dos días en estos cortos periodos de apareamiento (Boinski, 1992; ver Jack, 2011). Una de las características más llamativa en *Saimiri*, previo al periodo de apareamiento con los machos, sufren cambios fisiológicos y morfológicos, incrementando su peso (aproximadamente un 20-25%) (Dumond y Hutchinson, 1967; Stone, 2014). Así los machos acumulan grasa, y aumentan su tamaño, característica asociada a una mayor atracción de las hembras en los restringidos periodos de apareamiento, y quizás a una mayor producción de semen, ya que también aumenta la testosterona circulante (Boinski, 1992; Schiml et al., 1996; 1999; Stone, 2014). Los machos experimentan altos costos relacionados con las interacciones agonísticas con otros machos, y tratando de conseguir una hembra reproductiva; el aumento de tamaño puede mitigar algunos de estos costos aunque posiblemente tenga costos fisiológicos (Stone, 2014).

e. Calitriquinos: Especies con cría cooperativa de infantes

Son los primates más pequeños del Neotrópico, siendo *Cebuella* el mono más pequeño del mundo, con tan sólo 120 g. Hay varios géneros que lo componen: *Callimico*, tamarinos (*Saguinus* y *Leontopithecus*) y marmosetos (*Callithrix*, *Cebuella,* con algunos géneros descriptos más recientemente, como *Mico* y *Callibella*, cuyo estatus taxonómico aún está en discusión). Recientemente se editó un libro que actualiza el estado de investigación en este grupo y el de los calimicos: *The Smallest Anthropoids: The Marmoset/Callimico Radiation* (Ford et al., 2009). Se alimentan fundamentalmente de frutas, resinas, gomas, sabia, néctar, insectos, pequeños vertebrados y, en el caso de *Callimico,* también de hongos (ver reporte para *Callithrix aurita* en Correa et al. 2000, para *Callimico*; Porter 2001, ver revisión en Digby et al., 2011). Por otro lado, tiene características llamativas tales como la supresión social de la reproducción, ovulación postparto, gemelos, ayuda cooperativa en la cría de los infantes, sistemas de apareamiento flexibles (Digby et al., 2011). Entre los calitriquinos hay algunas diferencias también en la organización social y tamaños de sus áreas de acción (Digby et al., 2011), pero suelen asociarse con diferentes formas de explotación de la comida. Por ejemplo, los marmosetos tienen adaptaciones especiales para explotar el exudado de las plantas (Ferrari, 1993), lo que le permite extenderse a hábitats con menor disponibilidad de frutas durante el año, donde los tamarinos parecieran no llegar. También se han reportado para estas especies la formación de grupos de especies mixtas que, por ejemplo, les permite aumentar el tamaño de grupo en general sin aumentar el tamaño de grupo de cada especie en particular, y entonces obtener los beneficios que trae el aumento en número de individuos de una unidad social (Pook y Pook, 1982; ver Heymann y Buchanan-Smith, 2000; Porter, 2001). Similares a los monos aulladores, los calitriquinos son hábiles para vivir en ambientes marginales y moderadamente disturbados, y en algunos casos se transformaron en especies invasoras difíciles de manejar.

Box 1. ¿Qué se necesita para ser un primatólogo?. *Para ser un primatólogo, lo primero es asumir que el trabajo arduo de campo, observando primates, llevará tiempo, mucho tiempo. Para ello, se requerirá paciencia y voluntad para seguir a sujetos de estudio a veces elusivos. Sin embargo, resulta apasionante pensar que luego de proponer preguntas e hipótesis de estudio, pasar largas jornadas en el campo observando, digitalizar los datos de la libreta de campo, procesar y analizar esa información y finalmente publicar los resultados; podremos entender un poco más sobre el Orden al cual, nosotros, los seres humanos pertenecemos.*

4. LA PRIMATOLOGÍA COMO DISCIPLINA BIOANTROPOLÓGICA

A pesar que se tiende a pensar en modelos vivientes como los simios (chimpancés, bonobos, gorilas, orangutanes y gibones) con respecto a aquellos que estudian la evolución de los homínidos, cada vez más los primates del Nuevo Mundo son sujetos de estudio para entender la evolución de los miembros del Orden Primate (ver Box 1). Los platirrinos son excelentes modelos para estudiar paralelismos que nos ayudan a comprender principios aplicables a todos los primates (Kinzey, 1986). Por ejemplo, es posible que la variación ambiental haya tenido efectos importantes en los patrones comportamentales entre los homininos tempranos. Por esto, los primates del Nuevo Mundo pueden constituir modelos instructivos para comprender el comportamiento de estos homininos. En general, la existencia de diversas caracteres homólogos entre primates humanos y no humanos, y las consecuencias de una historia evolutiva en común, trasforma a los primates no humanos en modelos y sujetos útiles para comprender las raíces evolutivas de la morfología humana y la comprensión de los orígenes de la naturaleza humana.

Box 2. Guía (muy) rápida para realizar un trabajo de campo primatológico. *Acá solo pretendemos dar unos pequeños pasos a seguir basado en nuestras experiencias de campo. Sabemos que hay múltiples maneras de encarar los trabajos en primatología y que seguramente cada persona construirá su propio camino. Entonces ahí vamos:*

1) Leer, leer y seguir leyendo. Esto implica recolectar bibliografía sobre diferentes temáticas y entender el contexto y estado-del-arte del tema que queremos abordar.

2) Identificar cuáles son los sitios de trabajo con primates que existen en la actualidad ya sea de largo plazo o los que se estén iniciando estudios en diferentes lugares. La mejor forma de identificar estos lugares es a través de las publicaciones que realizan los grupos de trabajo, luego sus lugares de pertenencia (universidades e institutos de investigación), páginas de internet, y redes sociales. Otra forma de acceder a esta información es a través de las páginas web de la Sociedad Latinoamericana de Primatología (SLAPrim) y de las correspondientes asociaciones nacionales tales como a la Asociación Mexicana de Primatología, la Asociación Colombiana de Primatología, la Sociedad Brasileña de Primatología y la Asociación de Primatología Argentina.

3) El siguiente paso es entrar en contacto con el grupo en cuestión y explorar si existen programas de voluntariado o proyectos donde acepten estudiantes e investigadores. En este paso no queda otra manera que la presentación y el contacto personal ya sea en una reunión científica (altamente recomendado) o a través de un sencillo correo electrónico.

4) Una vez que se accede a esta oportunidad, se podrá sentir lo que es trabajar en el campo, esta es la única manera y la más acertada antes de comenzar un proyecto propio. Participar en otros proyectos, conocer otros investigadores, discutir y explorar las problemáticas in situ, es lo mejor que se puede hacer.

5) A partir de aquí y con estudios a cuestas queda por delante generar nuevas preguntas, formular propuestas y salir a compartir nuevos hallazgos primatológicos.

5. ¿QUÉ HACEMOS CUANDO ESTUDIAMOS CON PRIMATES NO HUMANOS NEOTROPICALES?

Los temas y formas de estudio en torno a los primates no humanos son múltiples, y muchas veces se entrecruzan entre sí. Para este trabajo vamos a considerar una forma simple de cubrir los diversos temas en líneas amplias de investigación: ecología alimentaria, cognición espacial, depredación, presupuestos comportamentales, vida social, genética de la conservación, dinámica de enfermedades infecciosas y etnoprimatología (ver Box 2).

a. ECOLOGÍA ALIMENTARIA

Si bien algunos grupos de platirrinos pueden ser diferenciados por algunas preferencias alimentarias o bien por ciertas adaptaciones que les permiten obtener determinado tipo de alimento, es probable que la mayoría de las especies tengan dietas más variadas de lo que hemos supuesto por muchos años (Righini, 2014; Fernández, 2014; Garber et al., 2014).

Básicamente la dieta de un primate debe en su composición satisfacer los requerimientos energéticos, proveer tipos específicos de nutrientes y minimizar la exposición a toxinas y compuestos secundarios. En cuanto a determinadas especializaciones, están las características de los calitriquinos, que poseen garras y dentición particular para extraer gomas (las cuales son fuentes ricas de carbohidratos) e insectos de las cortezas de los arboles (los cuales proveen fundamentalmente proteínas) (Garber, 1992). Por ejemplo, se ha reportado especies que invierten un poco más del 50% del tiempo de alimentación en insectos (ver Garber, 1998, *Saguinus oedipus*). En el caso particular de la especie *Callimico goeldii*, ésta se alimenta particularmente de hongos (Garber y Porter, 2010; Porter y Garber, 2010). A diferencia de algunas especies del Viejo Mundo, no hay primates estrictamente folívoros entre los platirrinos. Sí existen géneros que invierten gran parte de su tiempo alimentándose de hojas, como los monos aulladores y muriquis (Di Fiore et al. 2011), donde las adaptaciones a la folivoría (denticiones particulares y patrones comportamentales) evolucionaron en forma independiente (Lambert, 1998; Milton, 1998; 2006; Fernández Duque et al., 2012). Esto es particularmente notorio en especies de monos aulladores que viven en extremos de su distribución o zonas altas, donde se manifiesta más fuertemente la estacionalidad de recursos y por la tanto hay meses donde las hojas cumplen un papel importante o casi exclusivo en la dieta (Zunino 1989; Bravo y Sallenave, 2003; Kowalewski, 2007; Agostini et al., 2010; Garber et al., 2014). Sin embargo, estudios más recientes han dejado cada vez más claro que la dieta de los primates son heterogéneas y se recomienda, por ejemplo, considerar a los monos aulladores como primates folívoros-frugívoros-florívoros (Righini, 2014; Fernández, 2014;

Garber et al., 2014; Fernández et al., en prensa) y a los monos arañas como frugívoros-folívoros (Felton, 2008; Felton et al., 2008; Felton et al., 2009 a,b,c) ya que no existe una coincidencia en los índices que se utilizan para evaluar la alimentación, es decir, el tiempo invertido en alimentación parecería indicar que en muchos sitios los aulladores tienden a la folivoría pero un análisis exhaustivo de la biomasa ingerida los transforma en frugívoros (ver Gaulin y Gaulin, 1982; Garber et al., 2014; Fernández; 2014).

En general, se recomienda dejar de lado la clasificación o categorización de folívoros, frugívoros, faunívoros, florívoros, porque opacan las pequeñas diferencias que hay en la dieta de cada primate y los diferentes problemas que enfrentan para conseguir los nutrientes necesarios (Fleagle, 2013). Sin embargo, todavía está en discusión cómo se presentaron adaptaciones especiales para diferentes tipos de dieta (para procesar hojas, granos, néctar o gomas) (Garber, 1986; Roosmalen et al., 1988; Overdoff, 1992; Norconk et al., 2004; 2011). Más allá de estas caracterizaciones de la dieta de los primates, los alimentos pueden ser encontrados en pequeños parches que pueden alimentar a pocos animales, o en parches más grandes que contienen comida suficiente para saciar a más de un animal e inclusive a más de un grupo; además, la comida puede estar dispersa o estar densamente agrupada y su distribución espacial puede variar en el tiempo y espacio. Estas propiedades de la alimentación fueron asociadas a los patrones de agrupamiento, organización y estructura social y uso del espacio de primates en modelo tales como el sociecológico (Wrangham, 1980; van Schaik, 1989; Sterck et al., 1997; Janson, 2001; Janson y Clutton-Brock, 2012), o como el de restricción de tiempo (*time constraint*) (Chapman et al. 1995; 1998; Chapman y Chapman 2000; Snaith y Chapman 2007). Sin embargo, la influencia de la disponibilidad espacial y temporal de alimentos sobre la organización de los primates y como factor de presión selectiva sobre la organización de los individuos en un grupo está en discusión debido a lo efímero de la variación del recursos y su alta heterogeneidad en los bosques tropicales y subtropicales (ver Sussman y Garber 2004; 2011; Cheverud 2004; Sussman et al. 2005). Para finalizar, existen variadas estrategias de forrajeo que son las formas en que los primates obtienen sus alimentos. Son estrategias porque la obtención de un tipo de alimento como, por ejemplo, frutas pequeñas en la copa de un árbol resulta en un comportamiento cuya expresión incluye una combinación de factores ecológicos, sociales y abióticos que resultan en compromisos (*trade offs)* entre varios comportamientos cada uno con sus costos y beneficios.

b. Cognición espacial

Una definición de cognición se puede enmarcar cómo los mecanismos internos de un organismo para integrar e incorporar información recientemente aprendida con aquella ya aprendida previamente, y de esa forma confrontar y comprender los retos del ambiente, que en caso del espacio implica saber dónde, cuándo, cómo y a cuál objetivo ir (p. ej. un árbol frutal) dentro de su ámbito hogareño (Tomasello y Call, 1997; Shettlewoth, 1998; Urbani, 2009). Actualmente se conoce que los primates pueden ir, por ejemplo, de forma directa de un sitio de alimentación a otro, es decir, los primates mantienen una detallada representación espacial de la distribución de los recursos dentro de su espacio de vida. En el caso de los primates neotropicales, esta capacidad está presente desde aquellos de pequeño tamaño como los tamarinos (Garber, 2000), de mediano tamaño como los capuchinos (Jason, 1990; Jason y Di Bitteti, 1997; Urbani, 2009), hasta aquellos de gran tamaño como los monos aulladores y los monos lanudos (*Alouatta palliata*: Milton, 1980; *Lagothrix lagotricha*: Di Fiore y Suárez, 2004).

En la literatura biológica, los mapas mentales implican la capacidad de formar una representación interna del ámbito hogareño incorporando información sobre elementos particulares del espacio. Para ello, dos propuestas se han dado, si se utiliza un mapa topológico el forrajeador integrará, recordará y adquirirá segmentos de rutas integradas por hitos (*landmarks*) o nodos particulares del espacio (Byrne, 1982). Por otro lado, si se utiliza un mapa euclidiano se espera que el forrajeador codifique información en la forma de distancias y ángulos exactos con el fin de computar nuevas rutas para llegar a un objetivo (Byrne, 2009). Ante estas definiciones, Poucet (1993) sugirió que a pequeña escala espacial, los forrajeadores tenderán a utilizar representaciones euclidianas del espacio, mientras que en una escala mayor utilizarían una representación topológica. Esto pudiera ser el caso de los monos capuchinos silvestres, donde una combinación de ambas formas de representar el espacio parece estar en juego (Urbani, 2009).

c. Depredación

Hay diferentes especies de vertebrados que han sido reportadas como depredadores de monos neotropicales, como boas, águilas harpías, pumas y jaguares (y en las zonas de interfaz con humanos se incluye a los perros domésticos). Dependiendo de las especies de primates existen diversas estrategias para disminuir el riesgo de depredación. La vida en unidades sociales es de las más importantes ya que por un lado permite evitar los depredadores en forma más eficiente (mejor detección), rechazarlos (defensa grupal) y generar el efecto de dilución (una disminución *per capita* de la probabilidad de depredación) (Cheney y Wrangham, 1987; Miller, 2002; Miller y Treves, 2011; Fitchel, 2012). Es posible que el tamaño de los primates tenga una influencia sobre las estrategias antidepredadoras a implementar. Por ejemplo, a animales más

pequeños como tamarinos, tities o monos ardillas le sería más favorable vivir en grupos pequeños y favorecer comportamientos crípticos. Mientras que a las especies de mayor tamaño como otros cébidos y los atélidos les sería más beneficiosos vivir en grupos más grandes, o bien debido a mayores tamaños de cuerpo relajar entonces el riesgo de depredación (Di Fiore, 2002). Sin embargo, éste es un campo pobremente explorado, y en especial en platirrinos, y requiere ser también evaluado desde una dimensión humana y desde el punto de vista de la ecología del depredador (Urbani, 2005; véase sección de etnoprimatología en este capítulo).

d. PRESUPUESTOS COMPORTAMENTALES

Los platirrinos son generalmente diurnos y arborícolas. Sólo un género mantiene actividades nocturnas, los monos de noche o *Aotus* (Fernández-Duque, 2011). La especie más sureña, *Aotus azarai*, es la única del género que no necesariamente concentra sus actividades en la noche. Esta especie que vive en Paraguay y Argentina, es además activa durante el día (ver citas más arriba). Diferentes hipótesis se han propuesto para explicar este corrimiento hacia actividades durante el día que incluyen: una relajación en la intensidad de depredación, condiciones climáticas más intensas con noches más frías hacia el sur de la distribución del género y estacionalidad en la oferta de recursos (Wright, 1989; Engqvist y Richard, 1991; Ganzhorn y Wright, 1994). ¿Pero por qué este género es nocturno, y más aún por qué una de sus especies tuvo un corrimiento secundario hacia actividades durante el día? Es una pregunta que resta investigar y un desafío para los primatólogos de este continente. Si bien, las especies neotropicales son arbóreas, se han reportado especies que bajan al suelo para realizar diversas actividades como desplazarse entre fragmentos de bosque, realizar exploraciones, persecuciones a conspecíficos, participar de juegos, escapar de depredadores, alimentarse de arcillas (geofagia), suelos, troncos caídos (cortezas e insectos), plantas flotantes, y beber de cuerpos de agua variados como lagos, lagunas, ríos, arroyos y charcos (Izawa, 1993; Bravo y Sallenave, 2003; Campbell et al., 2005; Pozo-Montuy y Serio Silva, 2006; Mourthe et al., 2007; Nadjafzadeh y Heymann, 2008; Fernández-Duque, 2009, Kowalewski y Garber, 2010; Link et al., 2011).

e. VIDA SOCIAL

A través de los años de estudio de los platirrinos, nos hemos dado cuenta que es difícil encontrar un patrón particular de organización social, y que en realidad enfrentamos una gran variabilidad al momento de clasificar una especie. Sin embargo, hay características que los separan de otros grupos tales como el cuidado parental intensivo, el cuidado cooperativo de a las crías y la defensa cooperativa de parejas (Fernández-Duque el al., 2012). La diversidad de los sistemas sociales en primates ha sido estudiada por décadas (por ej. Eisenberg et al., 1972; van Schaik y van Hooff, 1983; Wrangham, 1987; Janson, 2000; Strier,

2000a). Para entender la evolución de los sistemas sociales necesitamos un armazón teórico que relacione los comportamientos ventajosos para el éxito reproductivo individual o eficacia biológica (*fitness*) con las características del sistema social. La dificultad consiste en que las definiciones y características de los sistemas sociales estudian los rasgos de los grupos y no de los individuos, los cuales son los objetivos de la selección natural y sexual (Goss-Custard et al., 1972; Rowell, 1993). El marco teórico más aceptado actualmente lo proporciona el modelo socio-ecológico (Crook, 1970; Emlen y Oring, 1977; Terborgh y Janson, 1986) que reconoce que los sistemas sociales representan propiedades emergentes del comportamiento y las interacciones de los individuos que forman los grupos, como resultado de las adaptaciones de los individuos a las condiciones del ambiente y restricciones filogenéticos (Wrangham, 1980; van Schaik, 1989; Di Fiore y Rendall, 1994; Sterck et al., 1997; Chapman y Chapman, 2000; Isbell y Young, 2002). De este modo, se encuentran variaciones notables entre las distintas especies de primates, e incluso dentro de una misma especie, relacionadas con diferencias ecológicas, demográficas o sociales (Crockett, 1996; Janson, 1992; Sterck, 1999; Borries et al., 2001; Clutton Brock y Janson, 2012). El modelo socio-ecológico trata a machos y hembras por separado, ya que su eficacia biológica está limitada por diferentes factores relacionados a las diferencias sexuales en lo que respecta a reproducción (Clutton-Brock y Parker, 1992; 1995). El modelo supone que la distribución de hembras está principalmente determinada por la distribución de los riesgos y los recursos en el ambiente, mientras que los machos se distribuyen principalmente en respuesta a la distribución temporal y espacial de hembras receptivas. De este modo se determinan los tipos de relaciones sociales posibles así como la proporción de sexos, la que, a su vez influencia las estrategias reproductivas y la intensidad de la competencia por los apareamientos (Emlen y Oring 1977, Kvarnemo y Ahnesjo 1996, Sterck et al. 1997). Como vimos anteriormente existen numerosas críticas al modelo socio-ecológico (ver Janson 2000, Sussman y Garber 2004, Sussman et al. 2005; Clutton Brock y Janson 2012)

Se considera “sociedad” o unidad social a un grupo de individuos de la misma especie que interactúan regularmente entre sí, más que con los miembros de otros grupos sociales (Struhsaker, 1969). En este contexto, Kappeler y van Schaik (2002) proponen que el sistema social está compuesto por tres componentes: (1) la organización social, (2) los sistemas de apareamiento y (3) la estructura social. En forma sintética mencionaremos los tres componentes que caracterizan a las sociedades. La organización social (1) se describe en función al tamaño, composición sexual y el carácter espacio-temporal de cohesión de una sociedad. Se reconocen tres tipos básicos de organización social: (a) solitarios, descritos como animales cuya actividad general y desplazamientos espaciales no se encuentran sincronizados con los de otros individuos (Charles-Dominique, 1978), en contraste con los gregarios, en los cuales dos o más individuos

sincronizan sus actividades en tiempo y espacio (Boinski y Garber 2000). Esto no implica que no mantengan relaciones sociales pero éstas características se describen en los otros elementos del sistema social; (b) las parejas que se definen como asociaciones permanentes de un macho y una hembra adultos. En este caso no sólo coinciden sus áreas de acción, sino que también se encuentran sincronizados espacio-temporalmente (Fuentes, 2000; van Schaik y Dunbar, 1990); y (c) por último, los que viven en grupos con tres o más individuos adultos. En esta categoría encajan la mayoría de los primates y el criterio tradicional distinguía entre las distintas proporciones de machos y hembras agrupándolos en poliándricos, poligínicos, multi-macho o multi-hembra (Clutton-Brock y Harvey, 1977; Crook y Gartlan, 1966; Eisenberg et al., 1972).

Los sistemas de apareamiento (2) han sido usualmente descritos mediante datos observacionales, sin embargo, las técnicas moleculares pueden revelar patrones inesperados de transmisión génica como resultado de distintas estrategias comportamentales de los individuos. Por tal motivo, pueden reconocerse dos componente del sistema de apareamiento: uno social y otro genético (Kowalewski y Garber, 2010; Oklander et al., 2014). El componente social describe los mecanismos para obtención de parejas, el número de individuos con quienes se aparea, cuánto tiempo permanecen juntas las parejas y, en algunos casos, la distribución del cuidado parental (Huges 1998). Por otra parte, el componente genético describe que individuos se reproducen y con quien lo hacen, por lo tanto analiza únicamente las consecuencias reproductivas de las interacciones sexuales, y sólo puede determinarse mediante estudios genéticos. Los sistemas de apareamiento se suelen agrupar en: (a) monogamia, en la cual machos y hembras típicamente copulan con sólo un miembro del sexo opuesto y tienen aproximadamente iguales valores en éxito reproductivo (MacKinnon y MacKinnon, 1980; Robinson et al., 1987; Rutberg, 1983; Sommer y Reichard, 2000); (b) poliandria, en la cual una hembra copula con varios machos, pero los machos sólo con ella (Garber, 1997; Goldizen, 1987; Tardif y Garber, 1994); y (c) varios formas de poliginia donde un macho copula con varias hembras. La poliginia espacial ocurre en especies solitarias en las que machos agonísticamente poderosos defienden el acceso a varias hembras (Charles-Dominique, 1977). La poliginia por competencia indirecta ocurre cuando los machos vagan ampliamente en busca de hembras receptivas que abandonan poco después de copular en búsqueda de compañeras adicionales, en este caso ambos sexos suelen copular con distintos compañeros (Kappeler, 1997). Existen además varias formas de poliginia por defensa de hembras. En algunas especies, coaliciones de machos defienden un territorio que contiene varias hembras con las que la mayoría de los machos copula (Gerloff, et al. 1999; Watts, 1998). En otras los machos defienden directamente el grupo de hembras y no el territorio. La poliginia tipo harén ocurre cuando un solo macho defiende el acceso exclusivo a un grupo de hembras (Stammbach, 1987). Cuando varios machos

defienden el grupos de hembras, todos los machos copulan (Altmann, 1997; Bercovitch, 1989; Brockman y Whitten, 1996; Paul et al., 1993; Sauther, 1991), aunque a menudo tiende a existir un sesgo de apareamientos con el macho de mayor rango (Cowlishaw y Dunbar, 1991; Paul, 1997; Johnstone, et al. 1999). Así, el sistema de apareamiento parece estar mayormente determinado por la capacidad de los machos de monopolizar el acceso a las hembras (Altmann, 1990; van Hooff y van Schaik, 1992; Nunn, 1999a). Sin embargo, las hembras también pueden influenciar el número de machos mediante selección de parejas o modificaciones en su distribución espacial o sincronía de sus estros (Nunn 1999b, van Schaik et al. 1999, van Noordwijk y van Schaik 2000, Zinner y Deschner 2000). Muchas estrategias reproductivas de las hembras parecen estar dirigidas hacia la confusión de la paternidad, disminuyendo así, el riesgo de infanticidio (van Noordwijk y van Schaik 2000). La estructura social (3) se refiere al modelo de interacciones sociales y el resultado las relaciones entre los miembros de una sociedad. Los patrones de interacción entre pares de individuos (interacciones diádicas) se pueden utilizar para la caracterización de la estructura social (Hinde, 1976). En este sentido, se estudian las variaciones en la frecuencia e intensidad de interacciones afiliativas o agonistas (de Waal, 1986, 1989), agrupándolas usualmente por sexos en relaciones entre hembras, relaciones entre hembras y relaciones intersexuales (Wrangham, 1987; Dunbar, 1988; van Schaik, 1996; Sterck et al., 1997). Las relaciones entre hembras han sido estudiadas en profundidad en el contexto del modelo socio-ecológico, categorizándolas mediante el análisis de 4 variables interrelacionadas: filopatría, nepotismo, tolerancia o despotismo (para revisión, ver Sterck et al., 1997). Las relaciones entre machos resultan de la selección intrasexual para obtener fertilizaciones. Por lo tanto, dichas relaciones están muchas veces caracterizadas por competencia y el establecimiento de relaciones de dominancia (Bercovitch, 1991; Cowlishaw y Dunbar, 1991; van Hooff y van Schaik, 1994; van Hooff, 2000). Sin embargo, en algunas especies donde los machos son filopátricos se observan relaciones afiliativas entre los mismos (Strier, 1994; van Hooff y van Schaik, 1992, 1994; van Hooff, 2000; Kowalewski y Garber, 2014). Las relaciones entre sexos se basan en la selección sexual y el conflicto sexual (Smuts, 1987; Smuts y Smuts, 1993; van Schaik, 1996). Además, están influenciadas por la duración de los machos en el grupo, el rango de dominancia en cada sexo, la certeza de paternidad, el riesgo de infanticidio y el grado de dimorfismo sexual (Takahata, 1982; van Noordwijk y van Schaik, 1988; Hamilton y Bulger, 1992; Watts, 1992; Manson, 1994; Sicotte, 1994; Perry 1997; Kappeler, 1999b; Paul et al., 2000; Weingrill, 2000).

Los tres elementos mencionados del sistema social son entidades discretas, pero interrelacionadas. Está claro, que al comprender la diversidad de estrategias reproductivas de los primates no humanos nos ayudan a comprender como fue la de nuestros ancestros ya que compartimos muchos componentes de la

fisiología reproductiva con otras especies de primates. Para comprender los sistemas de apareamiento de nuestros ancestros, debemos comprender las estrategias reproductivas de los primates vivos. En general, en los primates podemos reconocer diferentes estrategias en las hembras por un lado y en los machos por el otro, quienes en muchos casos tienen estrategias que compiten entre sí, al poseer diferentes intereses reproductivos. Entonces en las hembras se reconoce una importante inversión en las crías, comportamientos que aseguran la obtención de recursos suficientes para ellas y sus crías, y comportamientos que aseguran ser fertilizadas y obtener variabilidad entre sus crías. En el caso de los machos, en general compiten por el acceso a hembras, resultando en casos extremos en dimorfismos sexuales o bien, por ejemplo, en altos niveles de competencia espermática cuando las hembras copulan con múltiples machos en momentos en que a los machos les resulta difícil monopolizarlas (p. ej. períodos estrales sincronizadas). Entonces, ¿cuáles son tácticas que pueden implementar los machos? Invertir en cuidado parental por ejemplo, lo cual se asocia a parejas monógamas. Si se forman estructuras diferentes como unimacho o multimacho no siempre resulta el macho central o alfa en el progenitor de todos los casos. El éxito reproductivo de los machos varía a lo largo de su vida. Otra estrategia reproductiva presente en primates es el infanticidio (ver van Schaik y Crockett, 2000). En general, se asocia a un estrategia reproductiva en al cual el macho infanticida incrementa su probabilidad de éxito reproductivo al tener acceso a varias hembras reproductivas. Por lo tanto se asocia a cambios en el estado y membresía de los machos dentro de un grupo, acortamiento e intervalos entre nacimientos en las hembras, los infanticidas no matan sus crías, y matan crías lactantes. A su vez, las hembras desarrollan estrategias anti-infanticidio, que incluyen, por ejemplo, agruparse en un número mínimo de hembras en un grupo que no atraiga machos infanticidas; alejarse de potenciales infanticidas cuando se está con cría lactante o permanecer más tiempo junto al macho alfa o central. Si bien el infanticidio existe en varias especies de primates neotropicales (p. ej. *Alouatta caraya* [Zunino et al., 1985; Pave et al; 2012]; *Sapajus nigritus* [Izar et al., 2007; Ramirez-Llorens et al., 2008], *Ateles geofroyii* [Campbell, 200]; ver revisión en van Schaik 2000), se discute todavía si el mismo actúa como una fuerza modeladora de la organización social de los primates.

f. ¿Por qué los primates viven en grupos?

No cabe duda que, comparados con muchos otros mamíferos, los primates son animales particularmente sociales. El comportamiento social de los primates evolucionó por selección natural. Como otras adaptaciones, el comportamiento social es entendido como el resultado de una dinámica compleja que resulta del balance entre ventajas y desventajas adaptativas. Desde una perspectiva evolutiva, la eficacia biológica de un individuo es equivalente a su éxito reproductivo, o en palabras más simples, el número de

individuos que se reproducen exitosamente o que contribuye a la generación siguiente. Desde el punto de vista individual hay 5 ventajas posibles de la vida en grupo: (1) disminución *per capita* del riesgo de depredación; (2) mejora en el acceso a comida, (3) mejor acceso a parejas de apareamiento, (4) asistencia en el cuidado de crías, y (5) beneficios fisiológicos de las relaciones afiliativas. Todas estas ventajas deben compensar con algunas desventajas y en algún punto este equilibrio es seleccionado. Por ejemplo, a mayor tamaño de grupo se pueden atraer depredadores, se incrementa la competencia por alimento, parejas y asistencia en cuidado de las crías. Las adaptaciones comportamentales y fisiológicas presentes en los primates deberían maximizar su supervivencia y la de sus crías, y son conocidas como estrategias reproductivas. Los grupos de animales deberían poseer un rango de tamaños de grupo en los cuales se maximiza la eficacia biológica, y este rango no ser discreto.

g. Genética de la conservación

La degradación y fragmentación de hábitats naturales como consecuencia de la creciente urbanización, industrialización y desmonte a gran escala para fines agropecuarios ha colocado en situación de riesgo a la diversidad biológica y el equilibrio de los ecosistemas a nivel mundial (Primack y Rodrigues, 2001). Dentro del marco de la Biología de la Conservación, la “Genética de la Conservación” es la aplicación de la genética para preservar las especies como entidades dinámicas capaces de enfrentar cambios ambientales. Esta disciplina abarca el estudio de las consecuencias genéticas de poblaciones pequeñas, la resolución de incertidumbres taxonómicas y la definición de unidades de manejo y conservación dentro de las especies (Frankel y Soulé 1981, Frankham et al., 2002; Mudry y Nieves, 2010; Mudry et al., 2014). Los primates son altamente vulnerables a la fragmentación de los bosques y a los efectos de las alteraciones antropogénicas de sus hábitats (Cowlishaw y Dunbar, 2000; Chapman y Peres, 2001, Oklander et al., 2011). Estos hechos provocan cambios en la demografía, organización social, flujo génico y estado sanitario de los individuos (Janson, 2000; Clarke et al., 2002; Marsh, 2003; Gómez-Marin et al., 2001, Amaral et al., 2005; Nunn y Altizer, 2006, Oklander et al., 2010). La extinción local de poblaciones está relacionada, principalmente, con la destrucción de sus hábitats naturales exponiendo a los individuos a la falta de recursos, enfermedades y depredación, entre otros (Crockett 1998, Gillespie y Chapman 2004, Stokstad 2004, Chapman et al. 2005). De este modo, la supervivencia y persistencia de primates depende en gran medida de su variabilidad en la dieta, su habilidad en utilizar la matriz de vegetación, así como de su variabilidad genética (Marsh 2003). La variabilidad genética de los individuos de una especie es esencial para su supervivencia a largo plazo. Cuando se reduce la diversidad genética de una población, su potencial adaptativo disminuye, es decir, se reduce su capacidad de responder ante futuros cambios ambientales

(Loeschcke et al. 1994). La dispersión es un carácter de historia de vida que tiene importantes efectos tanto en la dinámica como en la genética de las especies (Clobert et al. 2001). Existen evidencias que proponen que el patrón general de dispersión en primates es principalmente resultado de evitar la endogamia, es decir la reproducción entre individuos relacionados, y la competencia intrasexual (Pusey y Packer 1987, Field y Guatelli-Steinberg 2003). La mayoría de las especies del género *Alouatta* se caracterizan por la dispersión de ambos sexos desde sus grupos natales (Rumiz 1990, Pope 1992, Di Fiore y Campbell 2007).

El aislamiento y la fragmentación del hábitat pueden favorecer la permanencia de los individuos en su grupo natal al impedir su dispersión (Sterck, 1998), aumentando la probabilidad de endogamia (Heshel y Paige, 1995; Tomiuk et al., 1998; Oklander et al., 2010). La endogamia, a su vez, puede provocar la depresión de una serie de características relacionadas con la eficacia biológica (aumento de tasas de mortalidad, crecimiento lento, defectos congénitos y reducción de la fecundidad) como resultado de la expresión de alelos recesivos deletéreos (Wright, 1977; Keller et al. 1994, Heschel y Paige 1995, Hansson y Westerberg 2002, Keller y Waller 2002). Esto resalta la importancia de estudiar los niveles de variabilidad genética, tanto de especies en peligro, como de especies que enfrentan una intensa disminución del hábitat y/o cuellos de botella poblacionales. Los monos aulladores están expuestos tanto a disminución del hábitat como a cuellos de botellas provocados por los eventos recurrentes de fiebre amarilla. Las técnicas moleculares posibilitan obtener información sobre la variabilidad genética, el flujo génico, los sistemas de apareamiento y el éxito reproductivo de diversas especies a través de muestreos no invasivos (Altmann et al. 1996, Gagneux et al. 1999, Gerloff et al. 1999, Nievergelt et al. 2000, Constable et al. 2001, Vigilant et al., 2001, Goossens et al. 2005, Bergl y Vigilant 2007, Oklander et al., 2010, Oklander et al., 2014). En resumen, la relevancia de los datos genéticos consiste en su capacidad de permitir inferir patrones filogeográficos y establecer unidades subespecíficas de gran importancia para el manejo y la conservación de las especies, así como también estimar una aproximación al vórtice de extinción (O'Brien et al. 1985).

h. DINÁMICA DE ENFERMEDADES INFECCIOSAS

Las enfermedades parasitarias tienen efectos importantes en la salud humana y las comunidades de animales y producen importantes costos sociales y económicos en comunidades locales, especialmente en países en vía de desarrollo. La exposición a, y la ingestión de parásitos (a través de la comida y/o agua) son importantes rutas de infección humana, especialmente en áreas rurales donde el incremento de la degradación y la fragmentación del hábitat y los cambios antropogénicos, sanidad limitada, falta de conocimiento público de la transmisión de muchas enfermedades infecciosas, y la presencia de zoonosis actúan en forma sinergética para incrementar los riesgos de transmisión de enfermedades entre especies. La mayoría de las enfermedades infecciosas emergentes pueden cruzar los límites entre humanos, animales domésticos y animales salvajes (Chapman et al., 2005; Nunn y Altizer, 2006). Por ejemplo, Taylor et al. (2001) encontraron que el 61% de los patógenos humanos son compartidos con hospedadores animales. Sin embargo, es poco comprendido si la presencia de estos parásitos está relacionada a un incremento en el contacto con poblaciones humanas y/o animales domésticos y la dinámica de transmisión entre hospedadores. En varios taxones de primates que viven en áreas bajo intensa deforestación existe un incremento en infecciones parasitarias y un decrecimiento en la supervivencia de primates salvajes. No existe una relación estricta entre la densidad y la prevalencia de primates, pero la deforestación tiene entre otras la consecuencia de reducir cada vez más los fragmentos de bosque donde habitan los primates, produciendo un incremento en el contacto entre individuos y en el uso y re-uso del mismo hábitat (Freeland 1976; Kowalewski y Zunino, 2005; Vitazkova y Wade, 2006; 2007, Kowalewski et al., 2011). En este marco, es importante comprender estos procesos para delinear estrategias de conservación y prevenir la transmisión de enfermedades infecciosas de primates salvajes a humanos y viceversa. Existen revisiones sobre parasitosis en primate neotropicales que demuestran la potencial posibilidad de transmisión cruzada de parásitos entre primate salvajes, animales domésticos y humanos (ver Kowalewski y Gillespie, 2009; Martinez-Mota et. al 2015). En resumen, el aumento continuo de la alteración y modificación del hábitat no afecta solo potencialmente a la conservación de primates, también aumenta la probabilidad de la transmisión de enfermedades infecciosas entre primates humanos y no humanos (Brack 1987; Lilly et al., 2003; Wolfe et al. 1998) y es un área que esta escasamente estudiada.

i. ETNOPRIMATOLOGÍA

El término “etnoprimatología” fue acuñado hace relativamente pocos años por L. Sponsel (1997). La etnoprimatología es el estudio de las relaciones entre los humanos y los primates no-humanos, no sólo desde un punto de vista biológico sino también desde una perspectiva social y cultural. Esta novedosa subdisciplina

primatológica es de particular relevancia ya que permite entender la interrelación entre nosotros y los aspectos humanos que inciden en los primates silvestres, desde su depredación hasta su utilización como mascotas, desde el conocimiento etnoecológico a la cosmología entorno a ellos. Por ejemplo, en este sentido, Cormier (2003) realizó un estudio etnoprimatológico donde entre otros hallazgos, sugiere un estrecho conocimiento de los Guajá del Pará brasileño de su etnobotánica y su vinculación con la ecología alimentaria de los primates de la región. Igualmente, Lizarralde (2002) nos indica que entre los Barí de Venezuela existe un tabú en el consumo de monos aulladores, ya que se consideran transmisores de una condición de letargo. Estos ejemplos nos indican que la comprensión social de los primates neotropicales es fundamental para entenderlos cabalmente y, ultimadamente, poder conservarlos.

6. ¿POR QUÉ SON IMPORTANTES LOS ESTUDIOS A LARGO PLAZO?

La idea de presentar sitios de estudio a largo plazo en América Latina y de promoverlos se debe a múltiples razones. Si bien los estudios puntuales y cortos sobre la ecología y el comportamiento de primates en varios lugares de Latinoamérica son claramente importantes ya que permiten conocer aspectos de biología básica de algunas especies generalmente poco conocidas, los estudios a largo plazo también ofrecen una cantidad de información inigualable para comprender patrones de comportamiento e historia de vida de los primates (Kappeler y Watts, 2012). Más aun, debido a que los primates viven más tiempo que otros mamíferos del mismo tamaño (Allman et al., 1993), los datos obtenidos en estudios a largo plazo y durante periodos prolongados, permiten detectar variaciones en caracteres de historia de vida dentro y entre especies fundamentales para comprender hacia dónde dirigir nuestros esfuerzos de conservación de especies en forma eficiente. Entre otras razones, comprender las historias de vida de diferentes especies es importante porque nos permite explorar como se han integrado diversas adaptaciones que resultan de la resolución de compromisos (*trade-offs*) de combinaciones determinadas de variables ecológicas, sociales y demográficas (Stearns, 2000). En resumen, la historia de vida provee información particular para comprender los procesos evolutivos y mecanismos determinantes de los comportamientos que observamos, entre otras cosas (Clutton-Brock y Sheldon, 2010). Si bien existen trabajos en cautiverio en Latinoamérica provenientes de zoológicos o santuarios donde los animales muchas veces son aprovisionados, nuestra revisión se concentrará en estudios de animales en vida silvestre. Fundamentalmente, basamos nuestra decisión en que la función adaptativa de los comportamientos sociales e historia de vida no puede ser determinada en condiciones de cautividad. Además de permitir comprender cuales son los agentes de selección en su hábitat natural, la cautividad puede inducir cambios comportamentales diferentes y variar aspectos de la historia de

vida. En resumen, los estudios en vida silvestre son necesarios para obtener medidas realísticas de tácticas comportamentales y temporalidad (*timing*) de los eventos de historia de vida, mientras estos ocurren en sus contextos ecológicos naturales donde evolucionaron (Clutton-Brock y Sheldon, 2010; Kappeler y Watts, 2012). Otra ventaja acerca del estudio de primates en sitios establecidos a largo plazo, es que muchas veces la formación de coaliciones o cambios de rango así como otros patrones comportamentales y tácticas individuales, y su posible relación con eficacia biológica pueden ser sólo interpretadas en el contexto de la historia social de los grupos en el tiempo (Suomi 1997). Hay además otras varias ventajas que justifican establecer y fortalecer sitios a largo plazo, como lo son captar la gran variabilidad comportamental tanto a nivel de grupos como entre grupos (Whiten et al., 1999; Whiten y van Schaik, 2007; Nakamura y Nishida 2012), comprender las interacciones dinámicas entre grupos de primates y cambios en el hábitat (Chapman et al., 2010a); explorar la asociaciones entre parientes, entre machos y hembras, estrategias reproductivas (Kowalewski y Garber, 2010, Oklander et al., 2014) y todo lo que lleva a generar redes sociales complejas (Silk et al., 2010; Sueur et al., 2011); comprender la influencia de factores raros que afectan la supervivencia de los primates como la depredación, infanticidio, inundaciones y otras catástrofes naturales (Pave et al., 2012; Behie y Pavelka, 2014); y finalmente poder analizar en forma detallada y sistemática las relaciones entre la composición del hábitat y variables abióticas con la variación comportamental y demográfica (Chapman et al., 2010b; Wright et al., 2012) (Tabla 1).

7. ALGUNAS PREGUNTAS QUE FALTAN POR RESPONDER

Hemos mencionado las características generales más sobresalientes sobre los géneros de primates no humanos de América Latina, y presentado algunos de los sitios a largo plazo existentes en la actualidad. Nuestra revisión no pretende ser exhaustiva, ya que como hemos mencionado existe a disposición libros que cubren la información sobre la mayor parte de los primates neotropicales. Sin embargo, podemos identificar algunos vacíos de investigación. Por ejemplo, todavía es necesario obtener datos de historia de vida en primates neotropicales; en los primeros intentos que se hicieron en Crockett y Eisenberg (1987), y en los últimos de Di Fiore et al. (2011), los datos se han incrementado pero pocos vienen de sitios a largo plazo donde efectivamente se siguieron poblaciones en el tiempo. La evolución de la sociabilidad y el comportamiento social sigue siendo descriptivo y hace poco se empezaron a publicar consistentemente trabajos donde se estudian mecanismos hormonales (Digby et al., 2011; ver revisión en van Belle 2015). Sin embargo, estamos en el comienzo de estas investigaciones, y la investigación futura debería concentrarse, por ejemplo, en evaluar cambios en las hormonas esteroideas y cambios comportamentales en sistemas de

apareamiento y los costos y beneficios de las relaciones entre y dentro de los grupos sociales de los primates. Datos provenientes de nuevos estudios sobre la ecología alimentaria de aulladores y monos araña donde se aplica el marco teórico de la ecología nutricional (Felton et al., 2008; Fernández, 2014; Righini, 2014) desafían las interpretaciones clásicas sobre las dietas de los primates y por lo tanto el rol del alimento como modelador de la organización social de los primates (Sussman y Garber, 2011). Igualmente, un aumento del corpus de información entorno a la cognición espacial de primates neotropicales es indispensable. También es un desafío comprender las variaciones comportamentales y sociales frente al aumento de la interfaz primates no humano-humano. Esto nos lleva a la falta de estudios para comprender la dinámica de enfermedades infecciosas y el rol de los primates no humanos (Kowalewski y Gillespie, 2009; Kowalewski et al., 2011; Martínez-Mota et al., 2014). Sólo comprendiendo éstas y otras preguntas sobre la evolución, ecología y comportamientos de los primates neotropicales, podremos plantear estrategias para conservarlos (Box 1, Box 2).

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer la invitación a participar a este volumen de los editores Víctor Acuña-Alonzo, Rolando González-José, y Lorena Madrigal Díaz. Además agradecemos a los revisores que aportaron ideas y mejoras al capítulo. También estamos agradecidos con los colegas que nos enviaron información acerca de lo sitios de estudio a largo plazo en primate no humanos en Latinoa América: Julio Cesar Bicca-Marques, Pedro Días y Gabriel Ramos-Fernández. MK agradece la paciencia de Mariana y Bruno durante la escritura del presente capítulo.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Agostini I, Holzmann I, Di Bitetti MS. 2010. Are howler monkey species ecologically equivalent? Trophic niche overlap in syntopic *Alouatta guariba clamitans* and *Alouatta caraya*. Am J Primatol 72:173-186.

Alberico M, Hernández-Camacho J, Cadena A, Muñoz-Saba Y. 2000. Mamíferos (Sinapsida: Theria) de Colombia. Biota Colombiana 1(1):43-75.

Alfaro JW, Matthews L, Boyette AH, Macfarlan SJ, Phillips KA, Falotico T, Ottoni E, Verderane M, Izar P, Schulte M, Melin A, Fedigan L, Janson C, Alfaro ME. 2011. Anointing variation across wild capuchin populations: a review of material preferences, bout frequency and anointing sociality in *Cebus* and *Sapajus*. Am J Primatol 73:1-16.

Allman JM, McLaughlin T, Hakeem A. 1993 Brain structures and life span in primate species. Proc Natl Acad Sci USA 90:3559–3563.

Altmann J. 1990. Primate males go where the females are. Anim Behav 39:193-195

Altmann J. 1997. Mate choice and intrasexual reproductive competition: Contributions to reproduction that go beyong acquiring more mates. En: Gowaty PA, editor. Feminism and Evolutionary Biology: Boundaries, Intersections, and Frontiers. New York: Chapman & Hall. p 320-333.

Altmann J, Alberts SC, Haines SA, Dubach J, Muruthi P, Coote T, Geffen E, Cheesman DJ, Mututua RS, Saiyalel SN, Wayne RK, Lacy RC, Bruford MW. 1996. Behavior predicts genetic structure in a wild primate group. Proc Natl Acad Sci USA 93:5797-5801.

Amaral JMJ, Simoes AL, De Jong D. 2005. Allele frequencies and genetic diversity in two groups of wild tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigritus*) living in an urban forest fragment. Genet Mol Res 4:832-838.

Arditi SI. 1992. Variaciones estacionales en la actividad y dieta de *Aotus azarae* y *Alouatta caraya* en Formosa, Argentina. Boletin Primatologico Latinoamericano 3:11-30.

Arditi SI, Placci GL. 1990. Hábitat y densidad de *Aotus azarae* y *Alouatta caraya* en Riacho Pilagá, Formosa. Boletín Primatológico Latinoamericano 2:29-47.

Asensio N, Korstjens AH, Schaffner CM, Aureli F. 2008. Intragroup aggression, fission-fusion dynamics and feeding competition in spider monkeys. Behaviour 145:983-1001.

Asensio N, Korstjens AH, Aureli F. 2009. Fissioning minimizes ranging costs in spider monkeys: a multi-level approach. Behav Ecol Sociobiol 63:649-659.

Aureli F, Di Fiore A, Murillo-Chacon E, Kawamura S, Schaffner CM. 2013. Male philopatry in spider monkeys revisited. Am J Phys Anthropol 152:86-95.

Avise JC. 2000. Phylogeography. The history and formation of species. Harvard University Press.

Avise JC, Hamrick JL. 1996. Conservation genetics: Case histories from nature. New York: Chapman and Hall.

Baer JF, Weller RE, Kakoma I. 1994. *Aotu*s: the Owl Monkey. Elsevier Inc

Barnett AA, Boyle SA, Norconk MM, Bowler M, Chism J, Di Fiore A, Fernandez-Duque E, Guimarães ACP, Harrison-Levine A, Haugaasen T, Lehman S, Palminteri S, Pinto L, Port-Carvalho M, Santos RR, Setz EZF, Rodrigues da Silva L, Silva S, Veiga LM, Vieira TM, Walker-Pacheco SE, Spironello WR, MacLarnon A, Ferrari SF. 2012. Terrestrial Activity in Pitheciines (*Cacajao, Chiropotes* and *Pithecia*). Am J Primatol 75:1-22.

Behie A, Pavelka M. 2014. Fruit as a Key Factor in Howler Monkey Population Density: Conservation Implications. En: Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D, editores. Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology. New York: Springer Press.

Bercovitch FB. 1989. Body size, sperm competition, and determinants of reproductive success in male savanna baboons. Evolution 43:1507-1521.

Bercovitch FB. 1991. Social stratification, social strategies, and reproductive success in primates. Ethol Sociobiol 12:315-333.

Bergl RA, Vigilant L. 2007 Genetic analysis reveals population structure and recent migration within the highly fragmented range of the Cross River gorilla (*Gorilla gorilla diehli*). Mol Ecol 16:501-516.

Bezanson M, Garber PA, Murphy JT, Premo LS. 2008. Patterns of subgrouping and spatial affiliation in a community of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*). Am J Primatol 70: 282-293.

Boinski S. 1992. Monkeys with inflated sex appeal. Nat His 101:42–49.

Boinski S, Garber PA. 2000. On The Move: How And Why Animals Travel in Groups. Chicago: Univ Chicago Press.

Boinski S, Kauffman L, Ehmke E, Schet S, Vreedzaam A. 2005. Dispersal patterns among three species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii, S. boliviensis*, and *S. sciureus*): I. Divergent costs and benefits. Behaviour 142(5):525-632

Boinski S, Sughrui K, Selvaggi L, Quatrone R, Henry M, Cropp S. 2002. An expanded test of the ecological model of primate social evolution: competitive regimes and female bonding in three species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii, S. boliviensis*, and *S. sciureus*). Behaviour 139: 227-61.

Borries C, Koenig A, Winkler P. 2001. Variation of life history traits and mating patterns in female langur monkeys (*Semnopithecus entellus*). Behav Ecol Sociobiol 50:391-402.

Bowler M, Bodmer RE. 2009. Social behaviour in fission-fusion groups of Red Uakari Monkeys (*Cacajao calvus ucayalii*). Am J Primatol 71:976-987.

Bowler M, Bodmer RE. 2011. Diet and food choice in Peruvian Red Uakaris (*Cacajao calvus ucayalii*): Selective or opportunistic seed predation? Int J Primatol 32:1109–1120.

Brack M. 1987. Agents Transmissible From Simians to Man. New York: Springer-Verlag.

Bravo SP, Sallenave A. 2003. Foraging behavior and activity patterns of *Alouatta caraya* in the northeastern Argentinean flooded forest. Int J Primatol 24(4):825-846.

Brockman DK, Whitten PL. 1996. Reproduction in free-ranging *Propithecus verreauxi*: Estrus and the relationship between multiple partner matings and fertilization. Am J Phys Anthropol 100(1):57-69.

Brockman DK, van Schaik CP. 2005. Seasonality in Primates: Studies of Living and Extinct Human and Non-Human Primates. New York: Cambridge University Press.

Byrne RW. 1982. Geographical knowledge and orientation. En: Ellis A, editor. Normality and pathology of cognitive function. London: Academic Press. p 239-264.

Byrne RW. 2009. How monkeys find their way: Leadership, coordination, and cognitive maps of African baboons. En: Garber PA, Boinski S, editors. On the move: How and why animals travel in groups. Chicago: University Chicago Press. p 491-518.

Campbell CJ. 2008. Spider Monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus *Ateles*. Cambridge: Cambridge University Press.

Campbell CJ, Aureli F, Chapman CA, Ramos-Fernandez G, Matthews K, Russo SE, Suarez S, Vick L. 2005. Terrestrial behavior of *Ateles* sp. Int J Primatol 26:1039–1051.

Campbell CJ, Fuentes AF, MacKinnon KC, Stumpf R, Bearder S. 2011. Primates in Perspective Second Edition. Oxford University Press.

Carpenter CR. 1934. A field study of the behavior and social relations of howling monkeys. Comp Psychol Monogr 10(2):1-168.

Carpenter CR. 1935. Behavior of red spider monkeys in Panama. J Mammal 16:171-80.

Carpenter CR. 1965. The howlers of Barro Colorado Island. En: DeVore I, editor. Primate Behavior. New York: Holt. p 250-91.

Chapman CA, Wrangham R, Chapman LJ. 1995. Ecological constraints on group size: An analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. Behav Ecol Sociobiol 36(1):59-70.

Chapman CA, Balcomb SR. 1998. Population characteristics of howlers: ecological conditions or group history. Int J Primatol 19(3):385-403.

Chapman CA, Chapman LJ. 2000. Determinants of group size in primates: The importance of travel costs. En: Boinski S, Garber PA, editores. How And Why Animals Travel In Groups. Chicago: University Chicago Press. p 24-42.

Chapman CA, Peres CA. 2001. Primate conservation in the new millennium: the role of scientists. Evol Anthropol 10:16–33.

Chapman CA, Gillespie TR, Goldberg TL. 2005. Primates and the ecology of their infectious diseases: how will anthropogenic change affect host-parasite interactions? Evol Anthropol 14(4):134- 144.

Chapman CA, Chapman LJ, Ghai RR, Harter J, Jacob AL, Lwanga JS, Omeja PA, Rothman JM, Twinomugisha D. 2010a. Complex responses to climate and anthropogenic changes: An evaluation

based on long-term data from Kibale National Park, Uganda. En: Plumptre AJ, editor. New York: Nova Science Publishers. p 70-87.

Chapman CA, Struhsaker TT, Skorupa JP, Snaith TV, Rothman JM. 2010b. Understanding long-term primate community dynamics: implications of forest change. Ecol Appl 20(1):179-191.

Charles-Dominique P. 1977. Ecology and Behaviour of Nocturnal Primates: Prosimians of Equatorial West Africa. New York: Columbia University Press.

Charles-Dominique P. 1978. Solitary and gregarious prosimians: Evolution of social structures in primates. En: Chivers DJ, Joysey KA, editores. Recent Advances in Primatology. New York: Academic Press. p 139-149.

Charlesworth D, Charlesworth B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. Annu Rev Ecol Evol Syst 18:237-268.

Cheney DL, Wrangham RW. 1987. Predation. En: Smuts B, Cheney D, Seyfarth R, Wrangham RW, Struhsaker T, editores. Primate Societies. Chicago: University of Chicago Press. p 227-239.

Cheverud J. 2004. 'Darwinian evolution by the natural selection of heritable variation: Definition of parameters and application to social behaviors', En: Sussman R, Chapman A, editores. The origins and nature of sociality. New York: Aldine Publishing. p 140-157.

Clarke MR, Collins DA, Zucker EL. 2002. Responses to deforestation in a group of mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. Int J Primatol 23(2):365-381.

Clobert J, Nichols JD, Danchin E, Dhondt A. 2001. Dispersal. Oxford: Oxford University Press.

Clutton-Brock TH, Harvey PH. 1977. Primate ecology and social organization. J Zool 183: 1-39.

Clutton-Brock TH, Parker GA. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. Q Rev Biol 67: 437-455.

Clutton-Brock TH, Parker GA. 1995. Punishment in animal societies. Nature 373:209- 216.

Clutton-Brock TH, Sheldon BC. 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. Trends Ecol Evol 25:562–573

Clutton-Brock T, Janson C. 2012. Primate socioecology at the crossroads: past, present, and future. Evol Anthropol 21(4):136-50.

Coltman DW, Pilkington JG, Smith JA, Pemberton JM. 1999. Parasite-mediated selection against inbred Soay sheep in a free-living, island population. Evolution 53(4):1259-1267.

Constable JL, Ashley MV, Goodall J, Pusey AE. 2001. Noninvasive paternity assignment in Gombe chimpanzees. Mol Ecol 10(5):1279-1300.

Cormier LA. 2003. Kinship with monkeys. The Guajá foragers of Eastern Amazonia. New York: Columbia University Press.

Corrêa HKM, Coutinho PEG, Ferrari SF. 2000. Between-year differences in the feeding ecology of highland marmosets (*Callithrix aurita* and *Callithrix flaviceps*) in south-eastern Brazil. J Zool 252:421-427.

Cowlishaw G, Dunbar RIM. 1991. Dominance rank and mating success in male primates. Animal Behav 41:1045-1056.

Cowlishaw G, Dunbar R. 2000. Primate conservation biology. Chicago: The University of Chicago Press.

Crnokrak P, Roff DA. 1999. Inbreeding depression in the wild. Heredity 83:260-270.

Crockett CM. 1996. The relation between red howler monkey (*Alouatta seniculus*) troop size and population growth in two habitats. En: Norconk MA, Rosenberg AL, Garber PA, editores. Adaptative radiations of Neotropical Primates. Plenun Press. p 489-510.

Crockett CM. 1998. Conservation biology of the genus *Alouatta*. Int J Primatol 19(3):549-578.

Crockett CM, Eisenberg JF. 1987. Howlers: Variations in group size and demography. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT editors. Primate Societies. Chicago, University of Chicago Press. p 54-68.

Crockett CM, Pope TR. 1993. Consequences of sex differences in dispersal for juvenile red howler monkeys. In: Pereira ME, Fairbanks LA, editores. Juvenile Primates: Life History, Development, and Behavior. New York: Oxford University Press. p 104-118.

Crook JH, Gartlan JS. 1966. Evolution of primate societies. Nature 210:1200-1203.

Crook JH. 1970. The socio-ecology of primates. En: Crook JH, editor. Social Behaviour in Birds and Mammals. London: Academic Press Inc. p 103-166.

Crow JF, Kimura MA. 1970. An introduction to population genetics theory. London: Harper y Row.

Dawson KJ, Belkhir K. 2001. A bayesian approach to the identification of panmictic populations and the assignment of individuals. Genet Res 78:59-73.

de Waal FBM. 1986. The integration of dominance and social bonding in primates. Q Rev Biol 61(4):459-479.

de Waal FBM. 1989. Dominance style and primate social organization. En : Standen V, Foley RA, editores. Comparative Socioecology: the Behavioural Ecology of Humans and other Mammals. Oxford, Blackwell Scientific Publications. p 243-263.

Defler TR. 2003. Primates de Colombia. Bogotá: Conservation International de Colombia.

Defler T, Stevenson P. 2014 .The Woolly Monkey: Behavior, Ecology, Systematics, and Captive Research. Developments in Primatology: Progress and Prospects. New York: Springer Press.

Di Fiore A. 2002. Predator sensitive foraging in ateline primates. En: Miller LE, editor. Eat or Be Eaten: Predator Sensitive Foraging among Primates. Cambridge: Cambridge University Press. p 242-267.

Di Fiore A, Rendall D. 1994. Evolution of social organization: A reappraisal for primates by using phylogenetic methods. Proc Natl Acad Sci USA 91:9941- 9945.

Di Fiore A, Suárez S. 2004. Route-based travel and shared routes in sympatric spider and woolly monkeys. Folia Primatol 75(suppl. 1):97-98.

Di Fiore A, Link A, Campbell CJ. 2011. The atelines: Behavioral and socioecological diversity in a New World radiation. En: Campbell CA, Fuentes A, MacKinnon K, Bearder S, Stumpf R, editores. Primates in Perspective, 2nd Edition. Oxford: Oxford University Press. p 155-188.

Digby LJ, Ferrari SF, Saltzman W. 2011. Callitrichines: The Role of Competition in Cooperatively Breeding Species. En: Campbell CA, Fuentes A, MacKinnon K, Bearder S, Stumpf R, editores. Primates in Perspective, 2nd Edition. Oxford: Oxford University Press. p 85-106.

Dixson AF. 1998. Primate Sexuality: Comparative Studies of the Prosimians, Monkeys, Apes and Human Beings. Oxford University Press.

Dobzhansky T, Ayala FJ, Stebbins GL, Valentine JW. 1977. Evolution. San Francisco: Freeman y Co.

Dumond FV, Hutchinson TC. 1967. Squirrel monkey reproduction: The "fatted" male phenomenon and seasonal spermatogenesis. Science 158: 1067-1070.

Dunbar RIM. 1988. Primate social systems. New York: Cornell University Press.

Ehrenfeld DW. 1970. Biological Conservation. New York: Holt, Rinehart and Winston.

Eisenberg JF, Muckenhirn NA, Rudran R. 1972. The relation between ecology and social structure in primates. Science 176:863-874.

Emlen ST, Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science 197:215-223.

Engqvist A, Richard A. 1991. Diet as a possible determinant of cathemeral activity patterns in primates. Folia Primatol 57:169–172.

Falconer DS, Mackay TFC. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. Longman, London. 4ta edición.

Felton AM. 2008. The nutritional ecology of spider monkeys (*Ateles chamek*) in the context of reduced-impact logging. Australian National University. Ph.D. dissertation.

Felton AM, Felton A, Wood JT, Lindenmayer DB. 2008. Diet and feeding ecology of *Ateles chamek* in a bolivian semihumid forest: the importance of *Ficus* as a staple food resource. Int J Primatol 29:379-403.

Felton AM, Felton A, Lindenmayer DB, Foley WJ. 2009a. Nutritional goals of wild primates. Funct Ecol 23:70-78.

Felton AM, Felton A, Raubenheimer D, Simpsone SS, Foley WJ, Wooda JT, Wallisf IR, Lindenmayer DB. 2009b. Protein content of diets dictates the daily energy intake of a free-ranging primate. Behav Ecol 20:685-690.

Felton AM, Felton A, Wood JT, Foley WJ, Raubenheimer D, Wallis IR, Lindenmayer D. 2009c. Nutritional Ecology of *Ateles chamek* in lowland Bolivia: How Macronutrient Balancing Influences Food Choices. Int J Primatol 30:675-696.

Fernandez V. 2014. Ecología nutricional del mono aullador negro y dorado (Alouatta caraya) en el límite sur de su distribución. Universidad de Buenos Aires, Argentin. Ph. D. Dissertation.

Fernández VA, Righini N, Rothman JM. 2014. Diet and nutritional ecology of primates in Argentina: Current knowledge and new directions. En: Kowaleski MM, Oklander LI, editores. Primatology In Argentina. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Mastozoología.

Fernandez-Duque E. 2009. Natal dispersal in monogamous owl monkeys (*Aotus azarai*) of the Argentinean Chaco. Behaviour 146:583-606.

Fernandez-Duque E. 2011. Aotinae: Social Monogamy in the Only Nocturnal Anthropoids. En: Campbell CA, Fuentes A, MacKinnon K, Bearder S, Stumpf R, editores. Primates in Perspective, 2nd Edition. Oxford: Oxford University Press. p 140-154.

Fernández-Duque E, Erkert H. 2006. Cathemerality and lunar periodicity of activity rhythms in owl monkeys of the Argentinian Chaco. Folia Primatol 77:123-138

Fernández-Duque E, Juárez C, Di Fiore A. 2008. Adult male replacement and subsequent infant care by male and siblings in socially monogamous owl monkeys (*Aotus azarai*). Primates 49: 81-84.

Fernández-Duque E, De la Iglesia H, Erkert HG. 2010. Moonstruck primates: owl monkeys (*Aotus*) need moonlight for nocturnal activity in their natural environment. PLoS ONE 5(9): e12572.

Fernández-Duque E, Di Fiore A, Huck M. 2012. The behavior, ecology, and social evolution of New World monkeys En: Mitani JC, Call J, Kappeler P, Palombit R, Silk J, editores. The evolution of primate societies. Chicago: University of Chicago Press. p 43-54.

Ferrari S. 1993. Ecological differentiation in the Callitrichidae. En: Rylandes AB, editor. Marmosets and tamarins: systematics, behaviour and ecology. Oxford: Oxford University Press. p 314-328.

Fichtel C. 2012. Predation. En: Mitani JC, Call J, Kappeler P, Palombit R, Silk J, editores. The evolution of primate societies. Chicago: University of Chicago Press. p 169-194.

Field M, Guatelli-Steinberg D. 2003. Dispersal and the inbreeding avoidance hypothesis. Primate Report 67:7-60.

Fisher RA. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Clarendon, Oxford.

Fleagle J. 2013. Primate adaptation and evolution. 3rd Edition. Academic Press

Fragaszy DM, Visalberghi E, Fedigan LM 2004. The Complete Capuchin: The Biology of the Genus *Cebus.* Cambridge: Cambridge University Press.

Frankel OH, Soulé ME. 1981. Conservation and Evolution. Cambridge University Press.

Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA. 2002. Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Freeland WJ. 1976. Pathogens and the evolution of primate sociality. Biotropica 8:12–24.

Fuentes A. 1999. Re-evaluating primate monogamy. Am Anthropol 100:890–907

Fuentes A. 2000. Hylobatid communities: Changing views on pair bonding and social organization in Hominoids. Yearb Phys Anthropol 43: 33-60.

Gagneux P, Boesch C, Woodruff D. 1999. Female reproductive strategies, paternity, and community structure in wild West African chimpanzees. Animal Behav 57:19-32.

Ganzhorn JU, Wright PC. 1994. Temporal patterns in primate leaf eating: The possible role of leaf chemistry. Folia Primatol 63:203-208.

Garber PA. 1986 The ecology of seed dispersal in two species of callitrichid primates (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*). Am J Primatol 10: 155-170

Garber PA. 1992. Feeding adaptations in New World primates: An evolutionary perspective. Am J Phys Anthropol 88:411-414.

Garber PA. 1997. One for all and breeding for one: Cooperation and competition as a Tamarin reproductive strategy. Evol Anthropol 5:187-199.

Garber PA. 1998. Within-and Between-Site variability in moustached tamarin (*Saguinus mystax*): Positional behavior during food procurement. En: Strasser E, Fleagle J, Rosenberger A, McHenry H, editores. Primate locomotion: recent advances. New York: Plenum Press. p 61-78.

Garber PA. 2000. Evidence for the use of spatial, temporal, and social information by primate foragers. En: Garber PA, Boinski S, editores. On the move: How and why animals travel in groups. Chicago: University Chicago Press. p 261-298.

Garber PA, Porter LM. 2010. The ecology of exudate production and exudate feeding in *Saguinus* and *Callimico*. En: Burrows AM, Nash LT, editores. The Evolution of Exudativory in Primates. New York: Springer Press. p 89-108.

Garber PA, Righini N, Kowalewski MM. 2014. Evidence of Alternative Dietary Syndromes and Nutritional Goals in the Genus *Alouatta*. En: Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D, editores. Howler Monkeys: Behavior, Ecology and Conservation. New York: Springer Press

Gaulin SJC, Gaulin CK. 1982. Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest. Int J Primatol 3(1):1-32.

Gerloff U, Hartung B, Fruth B, Hohmann G, Tautz, D. 1999. Intracommunity relationships, dispersal pattern and paternity success in a wild living community of bonobos (*Pan paniscus*) determined from DNA analysis of faecal samples. Proc R Soc London B 266:1189-1195.

Gillespie TR, CA Chapman. 2004. Forest fragmentation alters primate parasite dynamics: implications for primate health and conservation. Folia Primatol 75(1):267.

Goldizen AW. 1987. Dynamics and causes of facultative polyandry in saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). Diss Abstr Int B48(6):1616.

Gómez-Marin F, Vea JJ, Rodriguez-Luna E, Garcia-Orduna F, Canales-Espinosa D, Escobar M, Asensio N. 2001. Food resources and the survival of a group of howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in disturbed and restricted habitat at Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Neotrop Primates 9(2):60- 67.

Goossens B, Chikhi L, Jalil MF, Ancrenaz M, Lackman-Ancrenaz I, Mohamed M, Andau P, Bruford MW. 2005. Patterns of genetic diversity and migration in increasingly fragmented and declining orangutan (*Pongo pygmaeus*) populations from Sabah, Malaysia. Mol Ecol 14(2):441-456.

Goss-Custard J, Dunbar R, Aldrich-Blake F. 1972. Survival, mating, and rearing in the evolution of primate social structure. Folia Primatol 17:1-19.

Grow NB, Gursky-Doyen S, Krzton A. 2014. High Altitude Primates. Series: Developments in Primatology: Progress and Prospects. New York: Springer Press.

Haldane JBS. 1924. A mathematical theory of natural and artificial selection. Part I. Trans Camb Phil Soc 23:19-41.

Hamilton W, Bulger J. 1992. Facultative expression of behavioral differences between one-male and multimale savanna baboon groups. Am J Primatol 28:61-71.

Hansson B, Westerberg L. 2002. On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. Mol Ecol 11:2467-2474.

Hedrick PW, Kim TJ, Parker KM. 2001. Parasite resistance and genetic variation in the endangered Gila topminnow. Anim Conserv 4(2):103-109.

Heshel MS, Paige KN. 1995. Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in scarlet gilia (*Ipomopsis aggregata*). Conserv Biol 9:126-133.

Heymann EW, Buchanan-Smith HM. 2000. The behavioural ecology of mixed-species troops of callitrichine primates. Biol Rev 75:169–190.

Hinde RA. 1976. Interactions, relationships and social structure. Man 11:1-17.

Hooton EA. 1955. The importance of primate studies in anthropology. En: Gavan JA, editor. The Non-Human primates and Human Evolution. Detroit: Wayne University Press. p 1-10.

Huck MA, Fernandez-Duque E. 2013. When Dads Help: male behavioral care during primate infant development. En: Clancy K, Hinde K, Rutherford J, editores. Building Babies: Primate Development in Proximate and Ultimate Perspective. New York: Springer Press. p 361-385.

Hughes C. 1998. Integrating molecular technologies with field methods in studies of social behavior: A revolution results. Ecology 79(2):383-399.

Isbell LA, Young TP. 2002. Ecological models of female social relationships in primates: Similarities, disparities, and some directions for future clarity. Behaviour 139:177-202.

Izawa K. 1993. Soil-eating by Alouatta and *Ateles*. Int J Primatol 14:229-242.

Jack KM. 2011. The cebines: Toward an explanation of variable social structure. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Bearder SK and Stumpf RM. Primates in perspective. New York: Oxford University Press. p 108-121.

Janson CH. 1990. Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. Anim Behavior 40: 910-921.

Janson CH. 1992. Evolutionary ecology of primate social structure. En: Smith EA, Winterhalder B, editores. Evolutionary Ecology and Human Behavior. New York. De Gruytex. p 95-130.

Janson C. 2001. Primate socio-ecology: The end of a golden age. Evol Anthropol 9(2): 73-86.

Janson CH 2000. Primate socio-ecology: The end of a golden age. Evol Anthropol 9(2):73-86.

Janson CH, Di Bitetti MS. 1997. Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: Effects of distance, travel speed, and resource size. Behav Ecol Sociobiol 41:17-24.

Johnstone RA,Woodroffe R, Cant M, Wright J. 1999. Reproductive skew in multimember groups. Am Nat 153: 315-331.

Kappeler PM. 1997. Intrasexual selection in *Mirza coquereli*: Evidence for scramble competition polygyny in a solitary primate. Behav Ecol Sociobiol 41:115-128.

Kappeler PM. 1999a. Primate socioecology: New insights from males. Naturwissenschaften, 86:18-29.

Kappeler PM. 1999b. Convergence and nonconvergence in primate social systems. En: Fleagle JG, Janson CH, Reed KA, editores. Primate Communities. Cambridge: Cambridge University Press. p 158-170.

Kappeler PM, van Schaik CP. 2002. Evolution of primate social systems. Int J Primatol 23(4):707-740.

Kappeler PM, Watts DP. 2012. Long-Term Field Studies of Primates. New York: Springer Press.

Keller LF, Arcese P,Smith JMN, Hochachka WM,Stearns SC. 1994. Selection against inbred song sparrows during a natural population bottleneck. Nature 372:356-357.

Keller LF, Waller DM. 2002. Inbreeding effects in wild populations. Trends Ecol Evol 17(5):230-241.

Kimura, M. 1983. The Neutral Theory of Molecular Evolution, Cambridge University Press.

Kinzey WG. 1986. New world primate field studies: what's in it for anthropology? Annu Rev Anthropol 15:121-148

Kinzey WG. 1997. New World Monkeys: Ecology, Evolution and Behavior. New York: Aldine de Gruyter.

Kinzey WG, Norconk MA. 1993. Physical and chemical properties of fruit and seeds eaten by Pithecia and Chiropotes in Surinam and Venezuela. Int J Primatol 14(2):207-227.

Kowalewski MM. 2007. Patterns of Affiliation and Co-operation in Howler Monkeys: An Alternative Model to Explain Social Organization in Non-human Primates. Tesis doctoral. University of Illinois at Urbana-Champaign. EE.UU.

Kowalewski MM, Zunino GE. 2005. Testing the parasite avoidance behavior hypothesis with *Alouatta caraya*. Neotrop Primates 13(1):22–26.

Kowalewski MM, Gillespie TR. 2009. Ecological and anthropogenic influences on patterns of parasitism in free-ranging primates: a meta-analysis of the Genus *Alouatta*. En: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW, Strier KB, editores. South American primates. Comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation. New York: Springer Press. p 433-461.

Kowalewski MM, Garber PA. 2010. Mating promiscuity and reproductive tactics in female black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) inhabiting an island on the Parana River, Argentina. Am J Primatol 72: 734–748.

Kowalewski MM, Salzer JS, Deutsch JC, Raño M, Kuhlenschmidt MS, Gillespie TR. 2011. Black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) as sentinels of ecosystem health: patterns of zoonotic protozoa infection relative to degree of human-primate contact. Am J Primatol 73:75−83.

Kowalewski MM, Garber PA. 2014. Solving the Collective Action Problem During Intergroup Encounters: The Case of Black and Gold Howler Monkeys. En: Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D, editores. Howler Monkeys: Behavior, Ecology and Conservation. New York: Springer Press.

Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D. 2015a. Howler monkeys: Behavior, Ecology, and Conservation. Developments in Primatology: Progress and Prospects. New York: Springer Press.

Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D. 2015b. Howler monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology. Developments in Primatology: Progress and Prospects. New York: Springer Press.

Kvarnemo C, Ahnesjo I. 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. Trends Ecol Evol 11:404-408.

Lambert JE. 1998. Primate digestion: Interactions among anatomy, physiology and feeding ecology. Evol Anthropol 7:8-20.

Lilly AA, Mehlman PT, Doran D. 2002. Intestinal parasites in gorillas, chimpanzees, and humans at Mondika Research site, Dzanga-Ndoki National Park, Central African Republic. Int J Primatol 23(3):555–573.

Link A, de Luna AG, Arango R, Diaz MC. 2011. Geophagy in Brown Spider Monkeys (*Ateles hybridus*) in a lowland tropical rainforest in Colombia. Folia Primatol 82:25–32.

Lizarralde M. 2002. Ethnoecology of monkeys among the Barí of Venezuela: perception, use and conservation. En: Fuentes A, Wolfe LD, editores. Primates face to face: Conservation implications of human and nonhuman primate interconnections Cambridge: Cambridge University Press. p 85-100.

Loeschcke V, Tomiuk J, Jain SK. 1994. Conservation Genetics. Basel: Birkhäuser.

Lynch Alfaro JW, Silva JD Jr, Rylands AB. 2012a. How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus* and *Cebus*. Am J Primatol 74: 273-286.

Lynch Alfaro JW, Boubli JP, Olson LE, Di Fiore A, Wilson B, Gutiérrez-Espeleta BA, Schulte M, Neitzel S, Ross V, Schwochow D, Farias I, Janson C, Alfaro ME. 2012b. Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. J Biogeogr 39:272-288.

Lynch Alfaro JW, Matthews L, Boyette AH, Macfarlan S J, Phillips KA, Falotico T, Ottoni E, Verderane M, Izar P, Schulte M, Melin A, Fedigan L, Janson C, Alfaro ME. 2012c. Anointing variation across wild capuchin populations: a review of material preferences, bout frequency and sociality of anointing in *Cebus* and *Sapajus*. Am J Primatol 74:299-314.

Lynch M, Walsh B. 1998. Genetics and Analysis of Quantitative Traits. Sunderland: Sinauer Associates, Inc.

MacKinnon J, MacKinnon K. 1980. The behavior of wild spectral tarsiers. Int J Primatol 1: 361-379.

Manson JH. 1994. Male aggression: A cost of female mate choice in Cayo Santiago rhesus macaques. An Behav 48:473-475.

Marsh LK. 2003. The nature of fragmentation. En: Marsh LK, editor. Primates in Fragments: Ecology and Conservation. New York: Kluwer Academic/Plenum Publ. p 1-10.

Martinez-Mota R, Kowalewski MM, Gillespie TR. 2015. Ecological Determinants of Parasitism in Howler Monkeys. En: Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D, editores. Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology. New York: Springer Press.

Mason WA, Mendoza SP. 1998. Generic aspects of primate attachments: Parents, offspring and mates. Psychoneuroendocrinology 24:765-778.

Meagher S, Penn DJ, Potts WK. 2000. Male-male competition magnifies inbreeding depression in wild house mice. Proc Natl Acad Sci USA 97: 3324-3329.

Menzel CR. 1986: Structural aspects of arboreality in titi monkeys (*Callicebus moloch*). J. Phys Anthropol 70:167-176.

Miller LE 2002. Eat or be Eaten. Predator Sensitive Foraging among Primates. Cambridge: Cambridge University Press.

Miller LE, Treves A. 2011. Predation on primates. En: Campbell CA, Fuentes A, MacKinnon K, Bearder S, Stumpf R, editores. Primates in Perspective, 2nd Edition. Oxford: Oxford University Press. p 535-547.

Milton K. 1980. The foraging strategy of howler monkeys: A study in primate economics. New York: Columbia University Press.

Milton K. 1998. Physiological ecology of howlers (*Alouatta*): Energetic and digestive considerations and comparison with the Colobinae. Int J Primatol 19(3):513-548.

Milton K. 2006. Picking up the pace: Nutritional ecology as a necessary research to in primatology. En: Hohmann G, Robbins MM, Boesch C, editores. Feeding Ecology in Apes and Other Primates. Cambridge: Cambridge University Press. p. 381-396

Morales-Jiménez AL. 2002 Densidad de los monos aulladores (*Alouatta seniculus*) en un bosque subandino, Risaralda, Colombia. Neot Primates 10(3):141-144

Moritz C. 1994. Applications of mitochondrial DNA analysis in conservation: A critical review. Mol Ecol 3: 401-411.

Mourthé ÍMC, Guedes D, Fidelis J, Boubli JP, Mendes SL, Strier KB. 2007. Ground use by northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). Am J Primatol 69:706–712.

Moynihan M. 1976. The New World Primates. Princeton: University Press.

Mudry MD, Nieves M. 2010. Primates sin frontera: una visión desde la citogenética evolutiva. J Basic Appl Genet 21(2): Article 14.

Mudry MD. Nieves M, Steinberg E. 2014. Cytogenetics of Howler Monkeys. En: Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D, editores. Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology. New York: Springer Press.

Nadjafzadeh M, Heymann EW. 2008. Prey foraging of red titi monkeys, *Callicebus cupreus*, in comparison to sympatric tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*. Am J Phys Anthropol 135:56-63.

Nakamura M, Nishida T. 2012. Long-term field studies of chimpanzees at Mahale Mountains National Park, Tanzania. En: Kappeler PM, Watts DP, editores. Long-term field studies of primates. New York: Springer Press. p 339-356.

Nievergelt CM, Digby LJ, Ramakrishnan U, Woodruff DS. 2000. Genetic analysis of group composition and breeding system in a wild common marmoset (*Callithrix jacchus*) population. Int J Primatol 21(1):1-20.

Nishimura A (1990b). Mating behavior of woolly monkeys (Lagothrix lagotricha) at La Macarena, Colombia (II): Mating relationships. Field Studies of Fauna and Flora, La Macarena, Colombia 3: 7-12.

Nishimura A (2003). Reproductive parameters of wild female Lagothrix lagotricha. Int J Primatol 24(4):707-722.

Norconk MA. 2011. Sakis, uakaris, and titi monkeys. En: Campbell CA, Fuentes A, MacKinnon K, Bearder S, Stumpf R, editores. Primates in Perspective, 2nd Edition. Oxford: Oxford University Press. p 122-139.

Norconk MA, Kinzey WG. 1994. Challenge of neotropical frugivory: travel patterns of spider monkeys and bearded sakis. Am J Primatol 34(2):171-183.

Norconk MA, Conklin-Brittain NL. 2004. Variation on frugivory: the diet of venezuelan white-faced sakis (*Pithecia pithecia*). Int J Primatol 25(1):1-25.

Norconk MA, Veres M. 2011. Physical properties of fruit and seeds ingested by primate seed predators with emphasis on sakis and bearded sakis. Anat Rec 294:2092-2111.

Nunn CL. 1999a. The number of males in primate social groups: A comparative test of the socioecological model. Behav Ecol Sociobiol 46:1-13.

Nunn CL. 1999b. The evolution of exaggerated sexual swellings in primates and the graded signal hypothesis. An Behav 58:229-246.

Nunn CL, Altizer SM. 2006. Infectious diseases in primates: behavior, ecology, and evolution. Oxford University Press, Oxford

O'Brien SJ, Roelke ME, Marker L, Newman A, Winkler CA, Meltzer D, Colly L, Evermann JF, Bush M, Wildt DE. 1985. Genetic basis for species vulnerability in the cheetah. Science 227:1428-1434.

Oklander LI, Kowalewski MM, Corach D. 2010. Genetic consequences of habitat fragmentation in black and gold howler populations from northern Argentina. Int J Primatol 31(5):813–832.

Oklander LI, Peker SM, Kowalewski MM. 2011. The situation of field primatology in Argentina: recent studies, status and priorities. En: A Primatologia no Brasil Vol. 12. João M. D. Miranda & Zelinda M. B. Hirano (Eds.) Sociedade Brasileira de Primatologia.

Oklander LI, Kowalewski M, Corach D. 2014. Male reproductive strategies in black and gold howler monkeys (Alouatta caraya). Am J Primatol 6(1):43-55.

Overdorff DJ. 1992. Differential patterns of flower feeding in *Eulemur fulvus rufus* and *Eulemur rubriventer* in Madagascar. Am J Primatol 28:191-203.

Paul A. 1997. Breeding seasonality affects the association between dominance and reproductive success in non-human male primates. Folia Primatol 68(6):344-349.

Paul A, Kuester J, Timme A, Arnemann J. 1993. The association between rank, mating effort, and reproductive success in male barbary macaques (*Macaca sylvanus*). Primates 34:491-502.

Paul A, Preuschoft S, van Schaik CP. 2000. The other side of the coin: Infanticide and the evolution of affiliative male-infant interactions in Old World primates. In: van Schaik CP, Janson CH editors. Infanticide by Males and Its Implications.. Cambridge University Press, Cambridge. p 269- 292.

Pavé P, Kowalewski M, Garber PA, Zunino GE, Fernandez VA, Peker SM. 2012. Infant Mortality in Black-and-Gold Howlers (*Alouatta caraya*) Living in a Flooded Forest in Northeastern Argentina. Int JPrimatol 33(4):937-957.

Perry S. 1997. Male-female social relationships in wild white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). Behaviour 134:477-510.

Pook AG, Pook G. 1982. Polyspecific association between *Saguinus fuscicollis, Saguinus labiatus, Callimico goeldii* and other primates in North-Western Bolivia. Folia Primatol 38(3-4):196-216.

Pope TR. 1990. The reproductive consequences of male cooperation in the red howler monkey: paternity exclusion in multi-male and single-male troops using genetic markers. Behav Ecol Sociobiol 27:439-446.

Pope TR. 1992. The influence of dispersal patterns and mating systems on genetic differentiation within and between populations of red howler monkey (*Alouatta seniculus*). Evolution 46(4):1112-1128.

Pope TR. 2000. Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). Behav Ecol Sociobiol 48(4):253-267

Porter L. 2001. Dietary differences among sympatric Callitrichinae in Northern Bolivia: *Callimico goeldii, Saguinus fuscicollis* and *S. labiatus.* Int J Primatol 22(6):961-992.

Porter LM. 2006 Distribution and density of *Callimico goeldii* in the Department of Pando, Bolivia. Am J Primatol 68(3):235-43.

Porter LM, Garber PA. 2007. Niche expansion of a cryptic primate, *Callimico goeldii*, while in mixed species troops. Am J Primatol 69:1-14.

Porter LM, Sterr SM, Garber PA. 2007. Habitat use and ranging behavior of *Callimico goeldii*. Int Primatol 28:1035-1058.

Porter LM, Garber PA. 2009. Social behavior of Callimicos: mating strategies and infant care. En: Ford SM, Porter LM, Davis LC, editores. The Smallest Anthropoids Developments in Primatology: Progress and Prospects. New York: Springer Press. p 87-101.

Porter LM, Garber PA, Nacimento E. 2009. Exudate feeding in *Callimico goeldii*. Am J Primatol 71(2):120-129.

Porter LM, Garber PA. 2010. Mycophagy and its influence on habitat use and ranging patterns in *Callimico goeldii*. Am J Phys Anthropol 142(3):468-475.

Poucet B. 1993. Spatial cognitive maps in animals: New hypotheses on their structure and neural mechanisms. Psychol Rev 100: 163-82.

Pozo-Montuy G, Serio-Silva JC. 2006 Movement and resource use by a group of *Alouatta pigra* in a forest fragment in Balancán, México. Primates 48(2):102-107.

Primack RB, Rodrigues E. 2001. Fragmentação do hábitat. In: Primack RB, Rodrigues E, editors. Biologia da Conservação. Londrina, PR. p 95-104.

Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. 2000. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. Genetics 155:945–959.

Pusey A, Wolf M. 1996. Inbreeding avoidance in animals. Trends Ecol Evol 11:201-206.

Pusey AE, Packer C. 1987. Dispersal and philopatry. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT editors. Primate Societies. Chicago: University of Chicago Press. p 250-266.

Righini N. 2014. Primate nutritional ecology: the role of food selection, energy intake, and nutrient balancing in Mexican black howler monkey (Alouatta pigra) foraging strategies University of Illinois at Urbana-Champaign- PhD Dissertation.

Robinson JG, Janson CH. 1987. Capuchins, squirrels monkeys, and atelines: socioecological convergence with Old World Primates. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT editors. Primate Societies. Chicago, University of Chicago Press. p 69- 97.

Robinson JG, Wright PC, Kinzey WG. 1987. Monogamous cebids and their relatives: Intergroup calls and spacing. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT editors. Primate Societies. Chicago: University of Chicago Press. p 44-53.

Rodman PS. 1999. Whither primatology? The role of primatology in anthropology today. Annu Rev Anthropol 28:311-93.

Rosenberger AL. 1979. Phylogeny, evolution and classification of New World monkeys (Platyrrhini, Primates). PhD Dissertation, City University of New York, New York.

Rosenberg NA, Burke T, Elo K, et al. 2001. Empirical evaluation of genetic clustering methods using multilocus genotypes from 20 chicken breeds. Genetics 159:699-713.

Rosenblum LA, Cooper RW. 1968. The Squirrel Monkey. New York: Academic Press.

Rotundo M, Fernandez-Duque E, Giménez M. 2002. Cuidado biparental en el mono de noche (*Aotus azarai azarai*) de Formosa, Argentina. Neotrop Primates 10(2), 70-73.

Rotundo M, Fernandez-Duque E, Dixson AF. 2005. Infant development and parental care in free-ranging *Aotus azarai azarai* in Argentina. Int J of Primatol 26(6):1459-1473.

Rowell TE. 1993. Reification of social systems. Evol Anthropol 2(4):135-137.

Rumiz DI. 1990. *Alouatta caraya*: Population density and demography in Northern Argentina. Am J Primatol 21:279-294.

Rutberg AT. 1983. The evolution of monogamy in primates. J Theor Biol 104(1): 93-112.

Rylands AB, Mittermeier1 RA, Silva Jr JS. 2012. Neotropical primates: taxonomy and recently described species and subspecies. International Zoo Yearbook 46(1):11–24.

Sauther ML. 1991. Reproductive behavior of free-ranging *Lemur catta* at Beza Mahafali Special Reserve, Madagascar. Am J Phys Anthropol, 84: 463-477.

Schiml PA, Mendoza SP, Saltzman W, Lyons DM, Mason WA. 1996. Seasonality in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*): Social facilitation by females. Physiol Behav 60:1105-1113.

Schiml PA, Mendoza SP, Saltzman W, Lyons DM, Mason WA. 1999. Annual physiological changes in individually housed squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). Am J Primatol 47:93–103.

Schneider H. 2000. The Current Status of the NewWorld Monkey Phylogeny. Acad. Bras. Ci., (2000) 72 (2): 165-172.

Schneider H, Rosenberger AL. 1996. Molecules, Morphology, and Platyrrhine systematics. En: MA Norconk, AL Rosenberger, PA Garber editores. Adaptative Radiations of Neotropical Primates. NewYork: Plenum Press. p 3-19.

Schradin C, Reeder DM, Mendoza SP, Anzenberger G. 2003. Prolactin and paternal care: comparison of three species of monogamous New World monkeys (*Callicebus cupreus, Callithrix jacchus*, and *Callimico goeldii*). J Comp Psychol 117:166–175.

Shettleworth SJ. 1998. Cognition, Evolution, and Behavior. New York: Oxford Univ Press.

Shields WM. 1993. The natural and unnatural history of inbreeding and outbreeding. En: Thornhill NW, editor. The natural history of inbreeding and outbreeding. Chicago: University of Chicago Press. p 143-169.

Sicotte P. 1994. Effect of male competition on male-female relationships in bi-male groups of mountain gorillas. Ethology 97: 47-64.

Silk J, Boyd R. 2005. How Humans Evolved. Chicago: University of Chicago Press.

Silk JB, Beehner JC, Bergman TJ, Crockford C, Engh AL, Moscovice LR, Wittig RM, Seyfarth RM, Cheney DL. 2010. Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons. Curr Biol 20:1359–1361

Simmons NN, Moritz C, Moore SS. 1995. Conservation and dynamics of microsatellite loci over 300 million years of marine turtle evolution. Mol Biol Evol 12:432-440.

Smith TB, Wayne RK. 1996- Molecular genetic approaches in conservation. New York: Oxford University Press.

Smuts BB. 1987. Sexual competition and mate choice. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editores. Primate Societies. Chicago: University of Chicago Press. p 385-399.

Smuts BB, Smuts RW. 1993. Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: Evidence and theoretical implications. Advances in the Study of Behavior 22: 1-63.

Snaith TV, Chapman CA. 2007. Primate group size and socioecological models: Do folivores really play by different rules? Evolut Anthropol 16:94-106.

Sommer V, Reichard U. 2000. Rethinking monogamy: The gibbon case. En: Kappeler PM editor. Primate Males. Cambridge, Cambridge Univ Press. p 159-168.

Soulé ME. 1986. Conservation Biology and the “real world”. En: Soulé ME, editor. Conservation Biology: The science of scarcity and diversity. Sunderland: Sinauer Associates. p 1-12.

Sponsel LE. 1997. The human niche in Amazonia: Explorations in ethnoprimatology. In: Kinzey WG, editor. New World primates. Ecology, evolution, and behavior. New York: Aldine de Gruyter. p 143-165.

Stammbach E. 1987. Desert, forest and montane baboons: Multi-level societies. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. Primate Societies. Chicago, University of Chicago Press.

Stearns SC. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. Naturwissenschaften 87:476–486

Sterck EHM. 1998. Female dispersal, social organization, and infanticide in langurs: Are they linked to human disturbance? Am J Primatol 44:235-254.

Sterck EHM. 1999. Variation in langur social organization in relation to the socioecological model, human habitat alteration, and phylogenetic constraints. Primates 40:199-213.

Sterck EHM, Watts DP, van Schaik CP. 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. Behav Ecol Sociobiol 41(5):291-309.

Stevenson PR. 2006. Activity and ranging patterns of Colombian woolly monkeys in north-western Amazonia. Primates 47(3):239-247.

Stevenson PR, Quiñones, Ahumada JA. 1994. Ecological strategies of woolly monkeys (*Lagotrhix lagotricha*) at La Macarena, Colombia. Am J Primatol 32:123-140.

Stokstad E. 2004. Forest loss makes monkeys sick. Science 305:1230-1231.

Stone AI. 2014. Is Fatter Sexier? Reproductive Strategies of Male Squirrel Monkeys (*Saimiri sciureus*). Int J Primatol 35:628–642.

Strier KB. 1992a. Causes and consequences of nonaggression in the woolly spider monkey, or muriqui (*Brachyteles arachnoides*). En: Silverberg J, Gray JP, editores. Aggression and Peacefulness in Humans and Other Primates. New York: Oxford University Press. p 100-116.

Strier KB. 1992b. Faces in the Forest. Oxford University Press.

Strier KB. 1994. Brotherhoods among atelins: Kinship, affiliation, and competition. Behaviour 130(3-4):151-167

Strier KB. 1994. Myth of the typical primate. Yearb Phys Anthropol 37: 233-271.

Strier KB. 1997. Mate preferences in wild muriqui monkeys (*Brachyteles arachnoides*): reproductive and social correlates. Folia Primatol 68:120-133.

Strier KB. 2011. Primate Behavioral Ecology. Fourth edition. Boston: Allyn and Bacon.

Strier KB, Dib LT, Figueira JEC. 2002. Social dynamics of male muriquis (*Brachyteles arachnoids hypoxanthus*). Behaviour 139:315-342.

Struhsaker TT. 1969. Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines. Folia Primatol 11:80-118.

Sueur C, Jacobs A, Amblard F, Petit O, King AJ. 2011. How can social network analysis improve the study of primate behavior? Am J Primatol 73(8):703-719.

Suomi SJ. 1997. Early determinants of behaviour: evidence from primate studies. Br Med Bull 73:170–184

Sussman RW. 2000. Primate ecology and social structure. Volume 2, New world monkeys. Needham Heights (MA): Pearson Custom.

Sussman RW, Garber PA. 2004. Rethinking sociality: Cooperation and aggression among primates. En: Sussman RW Chapman AR, editors. The Origins and Nature of Sociality. New York: Aldine de Gruyter. p 161-190.

Sussman RW, Garber PA, Cheverud JM. 2005. The importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. Am J Phys Anthropol 128:84-97.

Sussman RW, Garber PA. 2011. Cooperation, collective action, and competition in primate social interactions. En: Campbell CA, Fuentes A, MacKinnon K, Bearder S, Stumpf R, editores. Primates in Perspective, 2nd Edition. Oxford: Oxford University Press. p 587-599.

Symington MM. 1990. Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. Int J Primatol 11(1):47-61.

Symington MM.1988. Food competition and foraging party size in the black spider monkey (*Ateles paniscus chamek*). Behaviour 105(1-2):117-134.

Takahata Y. 1982. Social relations between adult males and females of Japanese monkeys in the Arashiyama B troop. Primates, 23: 1-23.

Taylor LH, Latham SM,Woolhouse EJ. 2001. Risk factors for human disease emergence. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 356:983–989.

Terborgh J, Janson CH. 1986. The socioecology of primate groups. Annu Rev Ecol Syst 17:111-135.

Tomasello M, Call J. 1997. Primate cognition. New York/Oxford: Oxford University Press.

Urbani B. 2005. The targeted monkey: a re-evaluation of predation on New World primates. J Anthropol Sci 83: 89-109.

Urbani B. 2009. Spatial mapping in wild white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). Tesis doctoral. University of Illinois at Urbana-Champaign. EE.UU.

Urbani B. 2011. The Loci, the Pathway, the Network: C. R. Carpenter and the Origins of Cognitive Field Research in Primatology. Histories in Anthropology Annual 7: 265-285.

Valeggia CR, Mendoza SP, Fernandez-Duque E, Mason WA, Lasley B. 1999. Reproductive biology of female titi monkeys (*Callicebus moloch*) in captivity. Am J Primatol 47:183-195.

van Belle S. 2015. Endocrinology of Howler Monkeys: Review and Directions for Future Research. En: Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D, editores. Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology. New York: Springer Press.

van Hooff, JARAM, van Schaik,CP. 1992. Cooperation in competition: The ecology of primate bonds. En: Harcourt AH, de Waal FBM, editores. Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals. Oxford: Oxford University Press. p 357-389.

van Hooff JARAM, van Schaik CP. 1994. Male bonds: Affilliative relationships among nonhuman primate males. Behaviour 130:309-337.

van Hooff, JARAM. 2000. Relationships among non-human primate males: A deductive framework. En: Primate Males. Kappeler PM, editor. Cambridge: Cambridge University Press. p 193-191.

van Noordwijk, MA, van Schaik, CP. 1988. Male careers in Sumatran long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). Behaviour 107:24-43.

van Noordwijk MA, van Schaik CP. 2000. Reproductive patterns in eutherian mammals: adaptations against infanticide? En: van Schaik CP, Janson CH, editores. Infanticide by males and its implications. Cambridge: Cambridge University Press. p 322-360.

van Roosmalen MGM, Mittermeier RA, Fleagle JG. 1988. Diet of the northern bearded saki (*Chiropotes satanas chiropotes*): A neotropical seed predator. Am J Primatol 14:11-35.

van Schaik CP. 1989. The ecology of social relationships amongst female primates. En: Standen V, Foley RA, editores. Comparative Socioecology. The Behavioural Ecology of Humans and Other Mammals. Oxford: Blackwell Scientific Publications. p 195-218.

van Schaik CP. 1996. Social evolution in primates: The role of ecological factors and male. Behaviour 88: 9-31.

van Schaik CP, van Hooff JARAM. 1983. On the ultimate causes of primate social system. Behaviour 85: 91-117.

van Schaik CP, Dunbar RIM. 1990. The evolution of monogamy in large primates: A new hypothesis and some crucial tests. Behaviour 115(1-2):30-62.

van Schaik CP, van Noordwijk MA, Nunn CL. 1999. Sex and social evolution in primates. En: PC Lee, editor. Comparative Primate Socio-ecology. Cambridge: Cambridge University Press. p 204-240.

Veiga L, Barnett A, Ferrari S, Norconk M. 2013. Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris. Cambridge: Cambridge University Press.

Vigilant L, Hofreiter M, Siedel, H, Boesch C. 2001 Paternity and relatedness in wild chimpanzee communities. PNAS 98 (23):12890-12895.

Vitazkova SK, Wade SE. 2006. Parasites of free-ranging black howler monkeys (*Alouatta pigra*) from Belize and Mexico. Am J Primatol 68:1089−1097

Vitazkova SK, Wade SE. 2007. Effects of ecology on the gastrointestinal parasites of *Alouatta pigra*. Int J Primatol 28:1327−1343

Watts DP. 1992. Social relationships of immigrant and resident female mountain gorillas. Male-female relationships. Am J Primatol 28: 159-182.

Watts DP. 1998. Coalitionary mate guarding by male chimpanzees at Ngogo, Kibale National. Behav Ecol Sociobiol 44(1): 43-55.

Weingrill T. 2000. Infanticide and the value of male-female relationships in mountain Chacmababoons. Behaviour 137: 337-359.

Whiten A, Goodall J, McGrew WC, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Tutin CEG, Wrangham RW, Boesch C. 1999. Cultures in chimpanzees. Nature 399:682–685.

Whiten A, van Schaik CP. 2007. The evolution of animal “cultures” and social intelligence. Phil Trans R Soc B 362:603–620.

Wolfe ND, Escalante AA, Karesh WB, Kilbourn A, Spielman A, Lal AA. 1998. Wild primate populations in emerging infectious disease research: the missing link? Emerg Infect Dis 4:149–158.

Wrangham RW. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. Behaviour 75:262-300.

Wrangham RW. 1987. Evolution of social structure. En: Primate Societies. Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editores. Chicago: University of Chicago Press. p 282-296.

Wright PC. 1986. Ecological correlates of monogamy in *Aotus* and *Callicebus*. En: Else JG, Lee PC, editores. Primate ecology and conservation, Volume 2. Cambridge: Cambridge University Press. p 159-167.

Wright PC. 1989. The nocturnal primate niche in the New World. J Hum Evol 18(7):635-658.

Wright PC. 1994. The behavior and ecology of the owl monkey. En: Baer JF, Weller RE, Kakoma I, editores. Aotus: the owl monkey. San Diego: Academic Press. p 97-112.

Wright PC, Erhart EM, Tecot S, Baden AL, Arrigo-Nelson SJ, Herrera J, Morelli TL, Blanco M, Deppe A, Atsalis S, Johnson S, Ratelolahy F, Tan C, Zohdy S (2012) Long-term lemur research at Centre Valbio, Ranomafana National Park, Madagascar. En: Kappeler PM, Watts DP, editores. Long-term field studies of primates. New York: Springer Press. p 67-100.

Wright S. 1931. Evolution in Mendelian populations. Genetics 16:97-159.

Wright S. 1943. Isolation by distance. Genetics 23:114-138.

Wright S. 1951. The genetical structure of populations. Ann Eugen 15: 323-353.

Wright S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. Evolution 19:395-420.

Wright S. 1977. Evolution and the Genetics of Populations, Vol. 3. Experimental Results and Evolutionary Deductions. University of Chicago Press, Chicago.

Wright S. 1978. Evolution and the Genetics of Populations, Vol. 4. Variability Within and Among Natural Populations. University of Chicago Press, Chicago.

Zinner D, Deschner T. 2000. Sexual swellings in female hamadryas baboons after male take-overs: "deceptive" swellings as a possible female counter-strategy against infanticide. Am J Primatol 52(4):157-168.

Zunino GE. 1989. Hábitat, dieta y actividad del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en el noreste de la Argentina. Boletín Primatológico Latinoamericano 1(1): 74-97.

CAPÍTULO 7. ECOLOGÍA REPRODUCTIVA HUMANA.

ALEJANDRA NÚÑEZ-DE LA MORA[1], CLAUDIA R. VALEGGIA[2] Y PABLO A. NEPOMNASCHY[3]

[1] Universidad Veracruzana. anunezdlm@gmail.com
[2] Yale University. claudia.valeggia@yale.edu
[3] Simon Fraser University. pablo_nepomnaschy@sfu.ca

1. INTRODUCCIÓN.

La ecología reproductiva humana (ERH) es un campo de la biología evolutiva que estudia la reproducción humana en el contexto de la ecología en la que se desarrollan y viven los individuos y las poblaciones. A diferencia de otras disciplinas que tratan con la reproducción humana, la ERH tiene como objetivo principal generar modelos que expliquen la variabilidad en patrones reproductivos mediante la integración de conceptos biológicos, ecológicos y sociales desde una perspectiva evolutiva (Figura 1), lo cual define su enfoque, sus alcances y sus métodos (Tabla 1).

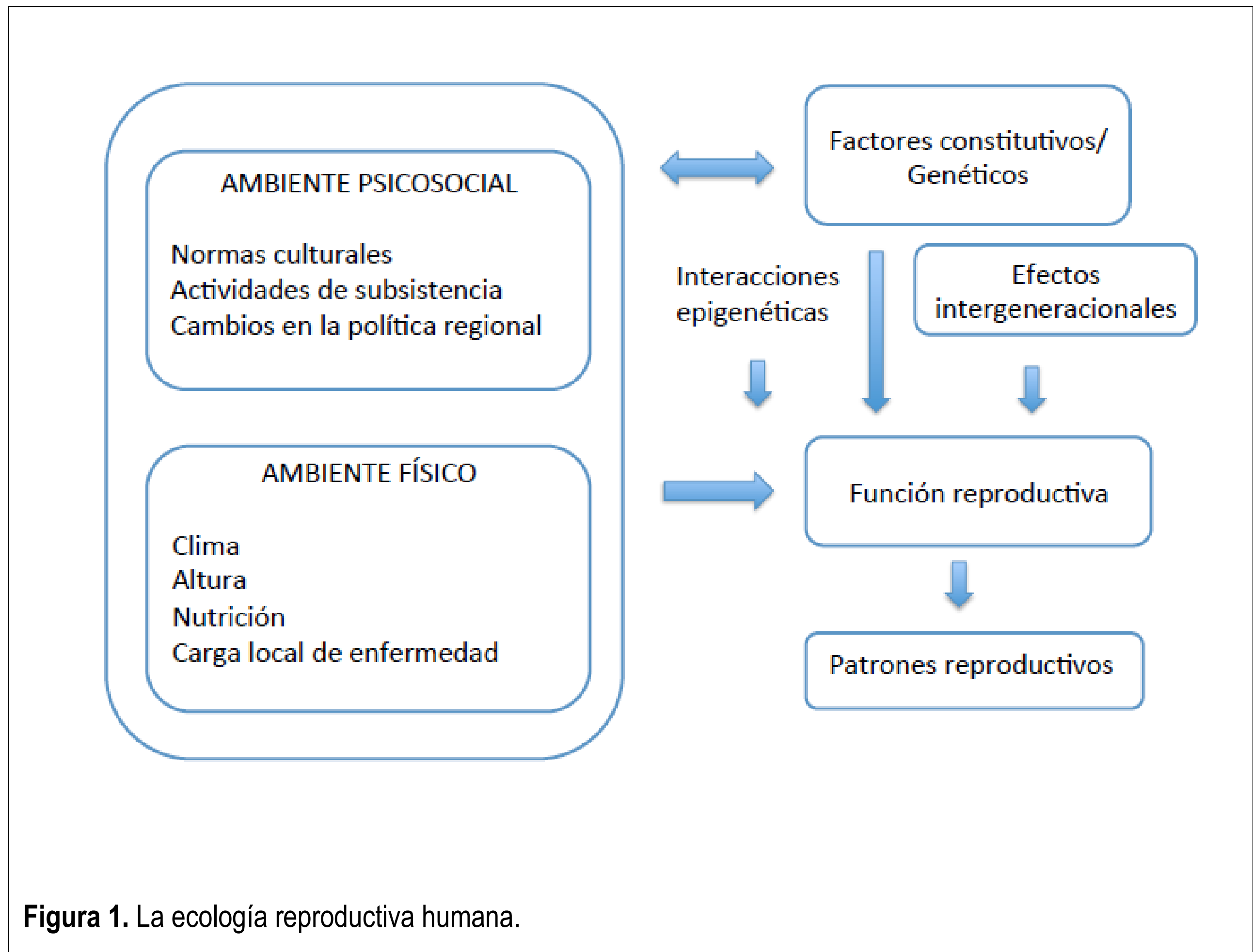


Figura 1. La ecología reproductiva humana.

Tabla 1. Comparación entre la ERH y otras disciplinas que estudian la reproducción humana

BIOMEDICINA	**DEMOGRAFÍA**	**ECOLOGÍA REPRODUCTIVA HUMANA**
• Enfatiza la dicotomía entre normal vs patológico para explicar la variabilidad • Implica mayoritariamente poblaciones homogéneas en economías industrializadas • Se basa en investigaciones realizadas en contextos clínicos	• Enfatiza los patrones universales, no la variabilidad • Intenta medir y explicar los niveles de fertilidad a nivel poblacional • Utiliza encuestas retrospectivas de gran escala	• Busca entender los orígenes y las causas de la variabilidad en patrones reproductivos • Se basa en estudios con tamaños de muestra relativamente pequeños y en una variedad de contextos ecológicos • Frecuentemente incorpora diseños prospectivos, en los que el individuo se convierte en unidad de análisis • Sus modelos asumen que la variabilidad en los patrones reproductivos es resultado de distintos procesos evolutivos, entre ellos la selección natural.

El trabajo de investigación de los ecólogos de la reproducción en las pasadas dos décadas ha ido de la mano del desarrollo de técnicas de recolección, preservación y análisis de muestras biológicas. Dichos avances han facilitado la colecta de muestras a escala poblacional en una variedad

de contextos fuera del ámbito hospitalario. Entre las técnicas más utilizadas para monitorear la función ovárica y testicular en campo, así como para asociar los resultados reproductivos al estatus nutricional e inmunológico, se encuentran la medición de biomarcadores en pequeñas cantidades de saliva, orina y sangre, esta última preservada como gotas secas en papel absorbente (Ellison 1988; O'Connor, Brindle et al. 2003; McDade, Williams et al. 2007; Valeggia 2007). Los resultados obtenidos en grupos humanos de ecologías diversas han puesto en evidencia la existencia de una variabilidad importante en la función reproductiva entre individuos y entre poblaciones (Ellison y Lager 1986; Ellison, Lipson et al. 1993; Bentley, Vitzthum et al. 2000; Vitzthum, Spielvogel et al. 2000; Ellison, Bribiescas et al. 2002; Vitzthum, Bentley et al. 2002; Núñez de la Mora, Chatterton et al. 2007). A partir de estos datos empíricos, se han generado hipótesis y se han planteado investigaciones encaminadas a dilucidar las relaciones y mecanismos que subyacen dicha variabilidad, usando para ello la teoría evolutiva como marco, y la teoría de historia de vida como herramienta.

2. Historia de vida humana

La historia de vida de una especie se refiere al calendario típico de eventos y los rasgos característicos del desarrollo, la reproducción, senescencia y mortalidad de dicha especie (Hill y Hurtado 1996). Por ejemplo, los humanos se caracterizan por una maduración reproductiva tardía, intervalos relativamente cortos entre nacimientos, un periodo post-reproductivo largo, embarazos en su mayoría, únicos (un sólo feto), altricialidad secundaria (Portman 1969) y tamaño corporal (talla y peso) al nacer relativamente mayor que la de otros primates (Mace 2000; Worthman y Kuzara 2005).

Bajo el mismo paradigma teórico en el cual se basa la ERH, la teoría de historia de vida asume que dicho calendario de desarrollo y reproducción representa una estrategia adaptativa; es decir, que los rasgos de cada especie son ajustables a las condiciones ecológicas locales como manera de optimizar el éxito reproductivo y finalmente, la adecuación (entendida como la contribución promedio que un individuo con un genotipo o fenotipo específico hace al pool genético de la siguiente generación). Dichos ajustes están definidos por la 'norma de reacción' propia de cada especie, la cual establece el patrón de respuestas fenotípicas posibles de un genotipo determinado frente a condiciones ecológicas distintas de aquéllas en las que dicho genotipo evolucionó. Esta plasticidad fenotípica comúnmente involucra mecanismos epigenéticos, mas al ser un atributo del genotipo, es blanco de los distintos procesos evolutivos, incluyendo la deriva génica, la mutación y la selección

natural (Piglucci 1998). De tal forma que, la norma de reacción (y los fenotipos asociados) no son adaptativos por defecto, sólo pueden considerarse como tales cuando están asociados a una reproducción diferencial a favor en un contexto determinado.

Dado que el tiempo y energía disponibles son limitados, la asignación diferencial de recursos a las distintas funciones vitales de un organismo (crecimiento, acumulación de reservas, mantenimiento y reproducción) resulta necesariamente en compromisos (*trade-offs*) fisiológicos que generan distintos costos/beneficios (Stearns 1992) (Figura 2).

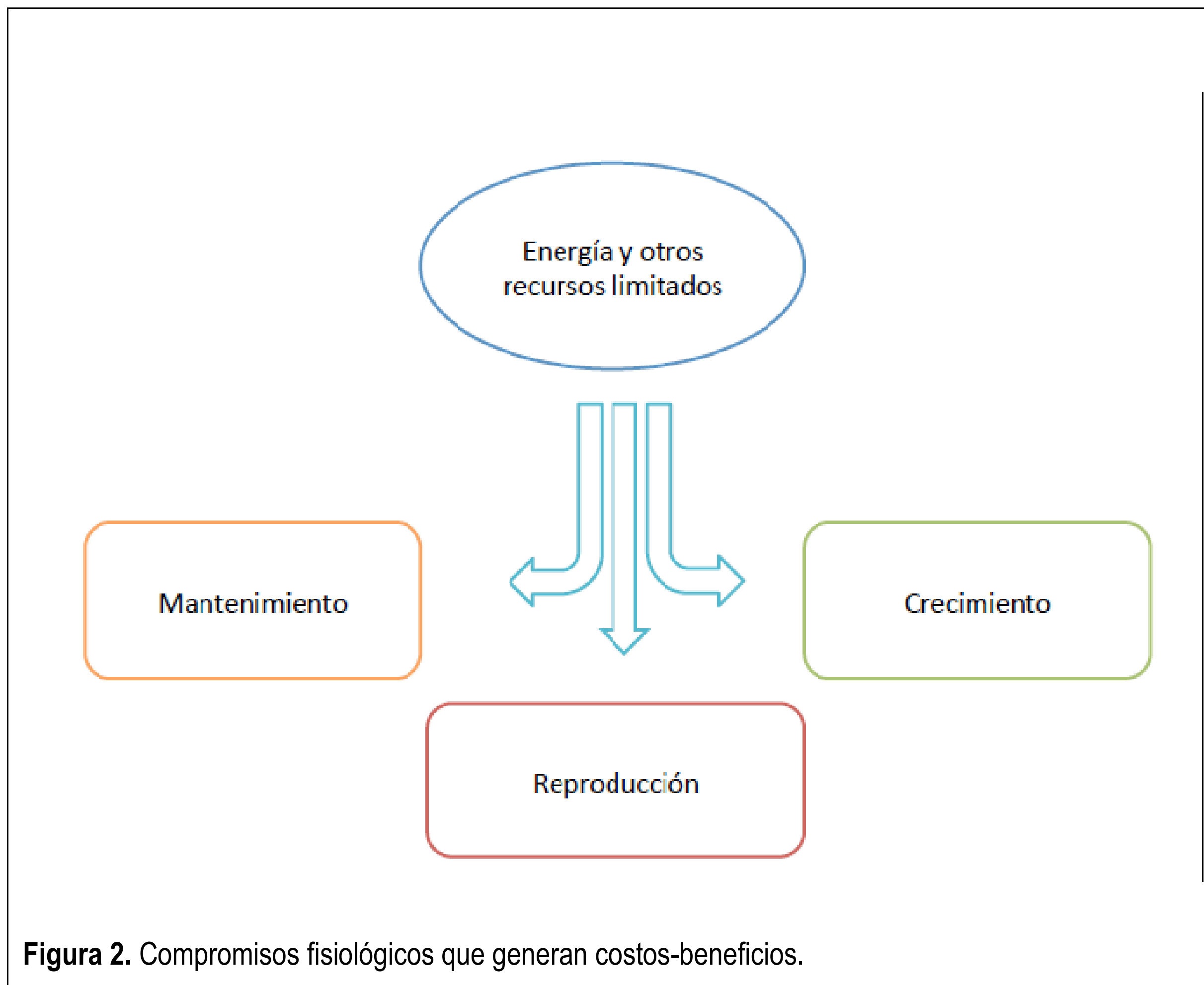


Figura 2. Compromisos fisiológicos que generan costos-beneficios.

Aún más, algunos rasgos de la historia de vida están vinculados de tal manera que el efecto en uno, limita o constriñe al segundo, como es el caso de la reproducción y el crecimiento de un organismo. Por ejemplo, datos epidemiológicos muestran que las madres adolescentes presentan un mayor riesgo de dar a luz bebés con bajo peso/talla al nacer que mujeres adultas, particularmente en condiciones desfavorables (Scholl, Hediger et al. 1994; Scholl, Hediger et al. 1995; Wallace, Aitken et

al. 2004). La interpretación de esta estrategia reproductiva desde la perspectiva de la ERH implica la existencia de una competencia por recursos limitados entre la madre aún en crecimiento y el bebé en gestación. Desde el punto de vista de la madre, el uso de los recursos limitados tiene mayor impacto en términos de sobrevivencia y éxito reproductivo futuros si se invierten en el crecimiento y manutención de sí misma, que si se invierten en un crío con bajas probabilidades de sobrevivencia.

Este tipo de raciocinio es una muestra del enfoque que utilizan los ecólogos de la reproducción en su tarea de analizar las diferentes estrategias de vida y sus respectivos compromisos, explorar los posibles mecanismos fisiológicos que subyacen dichos compromisos (*trade-offs*) e identificar las posibles interacciones entre variables sociales, ecológicas y culturales que los afectan.

Por cuestiones de espacio, esta brevísima introducción se enfoca en proporcionar al lector una visión muy general de los objetivos y los principios teóricos relevantes para la ERH. Para conocer a detalle el origen, y el desarrollo y el paradigma en el que se inserta la disciplina se invita al lector a consultar una excelente introducción al campo por Ellison (2006). El resto del presente capítulo se dedicará a: 1) ofrecer un panorama conciso de la fisiología reproductiva y la ecología reproductiva tanto femenina como masculina; 2) discutir brevemente las distintas fases de la vida reproductiva humana desde una perspectiva evolutiva; 3) describir las fuentes de variabilidad en la función reproductiva adulta tanto en mujeres como en hombres; y 4) comentar acerca de los retos, perspectivas y oportunidades futuros de la ERH, todo ello con la esperanza de despertar el interés del lector e incitarlo a profundizar en esta fascinante área de la antropología biológica.

BOX 1. Programa de Ecología Reproductiva del Chaco Argentino. *El Programa de Ecología Reproductiva del Chaco Argentino (ProERCA)* se estableció en el año 1997 y desde ese entonces se desarrolla bajo la dirección de la Dra. Claudia Valeggia. Su objetivo general es contribuir al conocimiento de las interacciones entre el medio ambiente (tanto sociocultural como físico) y la biología reproductiva en poblaciones que habitan la región del Gran Chaco argentino. Otro objetivo paralelo incluye el estudio de poblaciones indígenas chaqueñas que están atravesando una marcada transición en estilo de vida.*

Preguntas principales: *Como ejemplo del tipo de investigaciones que se realizan dentro del ProERCA detallaremos el estudio sobre fertilidad postparto que se llevó a cabo en la comunidad Toba de Namqom, en el norte de Argentina (Valeggia y Ellison, 2001). La pregunta principal de este estudio fue la siguiente: ¿Qué factores afectan la duración del periodo de amenorrea postparto? La hipótesis más frecuentemente utilizada para explicar la variabilidad en la duración de la amenorrea postparto es la de la intensidad de lactancia, la cual postula que a mayor intensidad de amamantamiento (lactancia materna exclusiva, amamantamiento frecuente), más se retrasa el retorno a la fertilidad postparto.*

Diseño del estudio y métodos: *Se trabajó con un diseño longitudinal simple. Se reclutó un total de 70 mujeres Toba y sus infantes, los cuales estaban siendo amamantados exclusivamente al comienzo del estudio. Se realizaron visitas mensuales a las mujeres participantes durante las cuales se tomaron medidas antropométricas de la madre y del infante y se registraron patrones de lactancia, actividad física y dieta. También se recogieron muestras de orina semanalmente hasta que las participantes indicaran que habían tenido su primer período menstrual postparto. Las muestras de orina fueron analizadas por medio de ensayos inmunoenzimáticos para estimar los niveles de metabolitos de estrógeno, progesterona, cortisol y péptido C de la insulina.*

Resultados: *La duración de la amenorrea postparto no se correlaciona con ningún parámetro asociado con la intensidad de la lactancia materna. Los resultados de este estudio muestran que el retorno a la fertilidad postparto puede explicarse, por lo menos parcialmente, por diferencias en el presupuesto energético individual de cada mujer. Las mujeres Toba de este estudio reanudaron sus ciclos ovulatorios después de un periodo de balance energético positivo. Esto apoya la hipótesis de la carga metabólica relativa que postula que la duración de la amenorrea postparto no depende de la intensidad de la lactancia en sí, sino del estrés energético que la lactancia representa para la madre.*

Relevancia: *Además de aportar a una mejor comprensión de la biología reproductiva femenina, estos resultados también contribuyen a entender la dinámica de uno de los factores determinantes del intervalo entre nacimientos en poblaciones de fertilidad natural.*

** Puede visitar la página web del Programa de Ecología Reproductiva del Chaco Argentino en: http://valeggia.wordpress.com/the-chaco-area-reproductive-ecology-program/*

3. FISIOLOGÍA REPRODUCTIVA HUMANA: CONCEPTOS BÁSICOS

Como en cualquier hembra de mamífero, la fisiología reproductiva femenina humana está organizada en ciclos. De no producirse la concepción y el embarazo, estos ciclos se repiten regularmente a intervalos aproximadamente mensuales; en promedio, el ciclo ovárico humano dura 28-29 días. Sin embargo, la variación intra- e interindividual es tan importante que este promedio debería ser utilizado sólo para fines ilustrativos.

Los ciclos ováricos se rigen por el funcionamiento del mayor eje reproductivo hormonal: el eje hipotalámico-pituitario-ovárico (HPO, Figura 3a). La endocrinología masculina está regulada principalmente por el eje hipotalámico-pituitario-testicular (HPT, Figura 3b). A continuación, describiremos brevemente los ejes HPO y HPT, así como sus productos endócrinos relacionados con algunos de los factores determinantes de la fecundidad (Wood 1994).

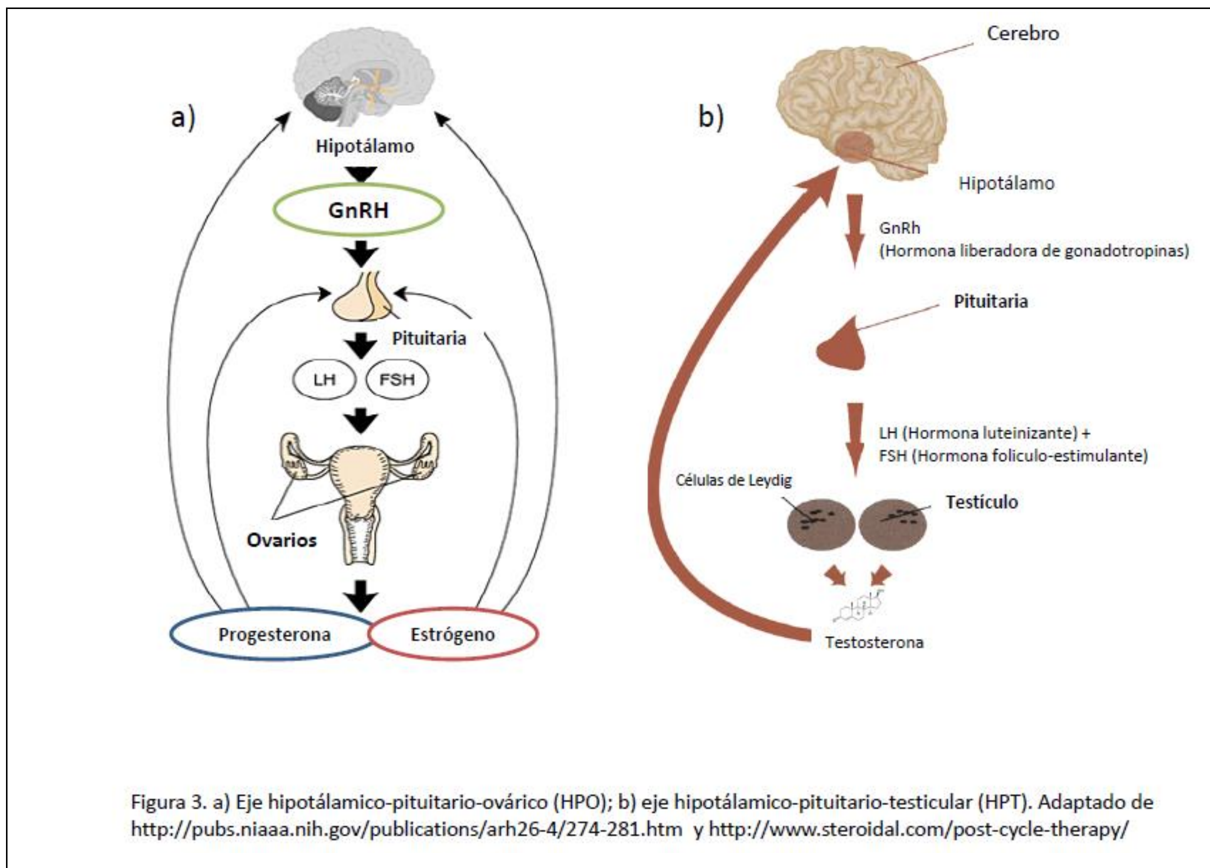


Figura 3. a) Eje hipotálamico-pituitario-ovárico (HPO); b) eje hipotálamico-pituitario-testicular (HPT). Adaptado de http://pubs.niaaa.nih.gov/publications/arh26-4/274-281.htm y http://www.steroidal.com/post-cycle-therapy/

El ciclo ovárico se ha descrito como bifásico: una fase folicular, durante la cual los folículos crecen en el ovario, seguida por una fase lútea, durante la cual el sistema reproductivo se prepara para la concepción y la implantación (Figura 4). La ovulación, es decir, la liberación de un único óvulo maduro del folículo, es el acontecimiento que marca la transición de una fase a la otra y se produce hacia la mitad del ciclo. Justo antes del comienzo de cada ciclo, la glándula pituitaria, estimulada por hormonas liberadoras de gonadotropinas (GnRH), comienza a secretar hormona folículo-estimulante (FSH) y hormona luteinizante (LH). Estas hormonas promueven el crecimiento de los folículos ováricos. A medida que crecen los folículos, empiezan a secretar estradiol (E), el cual retroalimenta a la glándula pituitaria y al hipotálamo para inhibir la liberación de más FSH y LH. La concentración de estradiol aumenta casi exponencialmente durante la fase folicular mientras que los niveles de FSH y LH se mantienen bajos durante la mayor parte de esta fase. Aproximadamente un día antes de la ovulación, hay un brusco aumento de LH, el cual desencadena la ovulación. Los niveles de LH y FSH caen nuevamente a la línea de base y las células del folículo que quedan en el ovario después de la ovulación, desarrollan una glándula llamada cuerpo lúteo, que secreta progesterona (P) en grandes cantidades y, en menor medida, estradiol. Este aumento post-ovulatorio de la progesterona es lo que define la fase lútea. Si no se produce la concepción, el cuerpo lúteo se desintegra y los niveles de progesterona y de estradiol caen abruptamente, lo cual señala el comienzo de un nuevo ciclo. Si ocurre la concepción, el cuerpo lúteo permanece activo y los niveles de progesterona y de estradiol aumentan substancialmente a la par que la concentración de gonadotropina coriónica humana (hCG) secretada por el embrión; ambos eventos cruciales para evitar la degeneración y pérdida del endometrio y la preservación del embarazo en su etapa más incipiente.

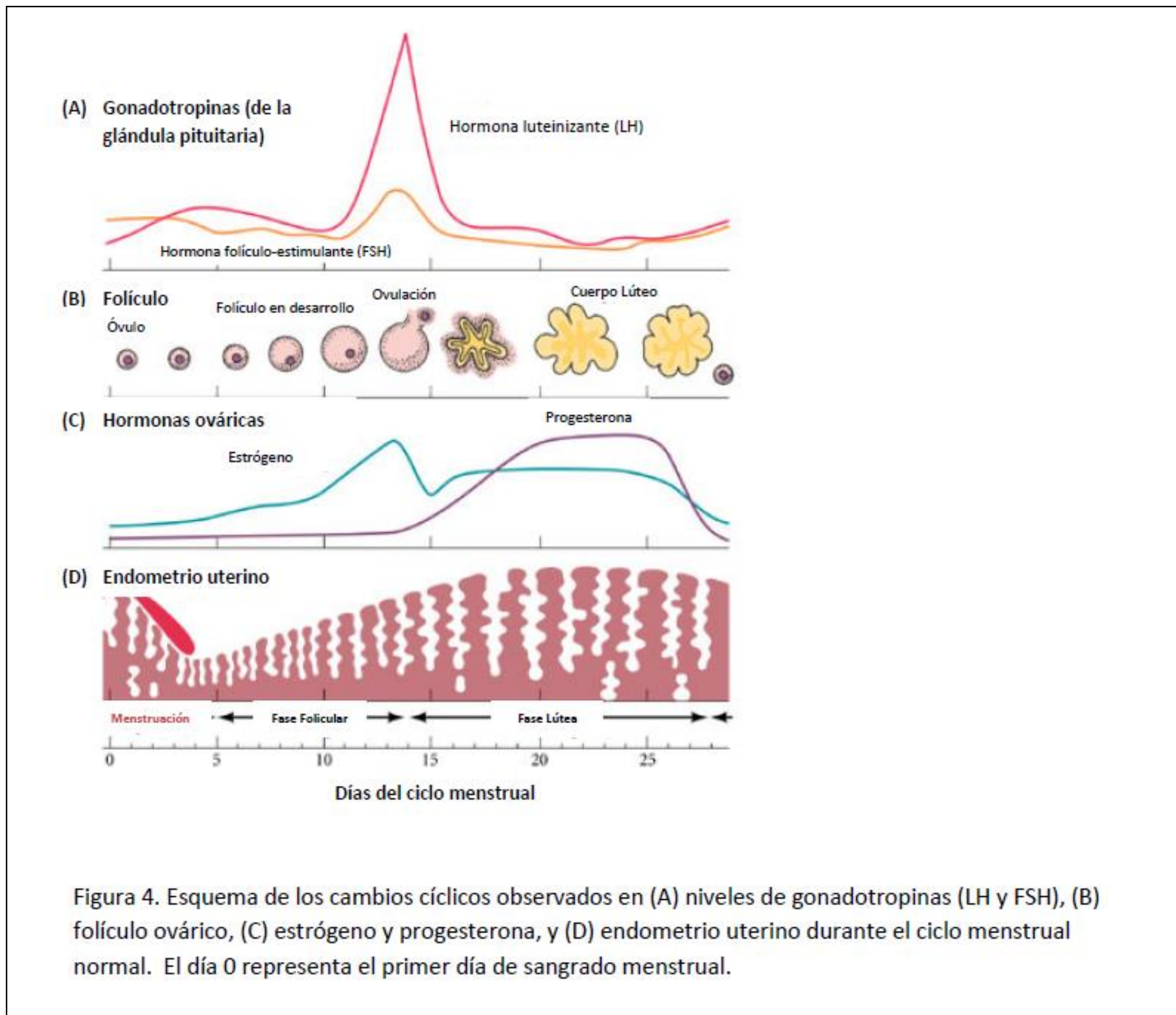


Figura 4. Esquema de los cambios cíclicos observados en (A) niveles de gonadotropinas (LH y FSH), (B) folículo ovárico, (C) estrógeno y progesterona, y (D) endometrio uterino durante el ciclo menstrual normal. El día 0 representa el primer día de sangrado menstrual.

La fisiología reproductiva masculina no está organizada en ciclos definidos. El hipotálamo libera pulsos de GnRH, que estimulan a la glándula pituitaria para que libere LH y FSH. El aumento de los niveles de LH estimula la producción y liberación de testosterona en los testículos; mientras que la FSH, ayudada por la testosterona, promueve la producción de esperma. Como en las mujeres, los mecanismos de control de realimentación juegan un papel importante en este sistema; los niveles altos de testosterona inhiben la liberación de hormonas del hipotálamo y la glándula pituitaria.

En las mujeres, cada fase o estado reproductivo tiene su propio perfil hormonal que se puede monitorear mediante el uso de las técnicas mínimamente invasivas antes mencionadas. Salvo en niñas pre-púberes y en mujeres posmenopáusicas en las que los niveles de hormonas ováricas son acíclicos y muy bajos (Figura 5), los ciclos ováricos se caracterizan por cambios regulares y fácilmente

detectables en las concentraciones de hormonas ováricas. Dicha característica, permite caracterizar el principio y el final de la vida reproductiva de las mujeres a nivel poblacional, mediante la estimación de los niveles de estradiol y progesterona en la sangre, la orina o la saliva.

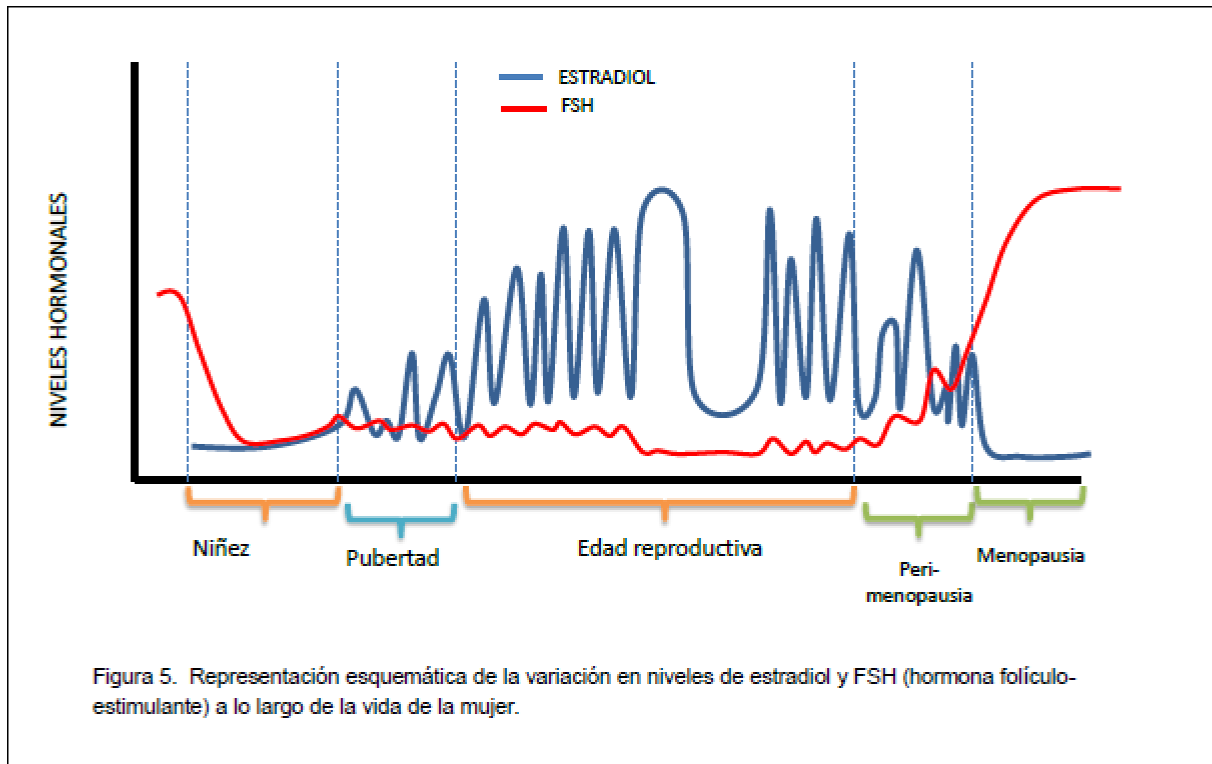


Figura 5. Representación esquemática de la variación en niveles de estradiol y FSH (hormona folículo-estimulante) a lo largo de la vida de la mujer.

4. Ecología Reproductiva Femenina

A diferencia de los hombres, la vida reproductiva femenina está delimitada por los eventos biológicos que marcan el comienzo y el final de la capacidad de reproducción: la menarquia y la menopausia, respectivamente. Dentro de este período, la vida de las mujeres está marcada por eventos reproductivos individuales, cada uno típicamente compuesto por un embarazo seguido de un período variable de lactancia. A pesar de las distintas necesidades fisiológicas de cada uno de estos eventos, todos están bajo el control del eje HPO y sus interacciones con otras funciones vitales. A continuación se describen las principales características fisiológicas y de desarrollo de cada uno de los eventos que definen la vida reproductiva femenina.

a. MENARQUIA

La primera aparición de la menstruación, llamada menarquia, es un indicador relativamente tardío del desarrollo puberal que marca el inicio de los ciclos menstruales y se considera el inicio de período reproductivo de la mujer. En la mayoría de las niñas, sin embargo, los ciclos ovulatorios regulares y hormonalmente robustos no se establecen hasta después de un período variable de subfertilidad (Apter 1980; Vihko y Apter 1984). Según estimaciones recientes, la edad promedio de la menarquia varía entre 13 a 16 años (Adams Hillard 2008). El primer período menstrual se produce normalmente alrededor de dos años después del inicio del desarrollo mamario postnatal (telarca) y es posterior al pico máximo de crecimiento esquelético de la pubertad (Bogin 1999).

Aunque los mecanismos implicados aún no se entienden completamente, la aparición de la menarquia se asocia con un aumento gradual en los niveles de estrógenos derivados de la cascada hormonal desencadenada durante la pubertad en el hipotálamo, misma que afecta al resto del eje HPO. Tal aumento de la actividad estrogénica provoca una serie de cambios físicos que preparan al cuerpo para una potencial reproducción. Entre ellos se encuentran la ampliación de la pelvis y las caderas, y un aumento en la deposición de grasa en el cuerpo, especialmente en las caderas y la pelvis. El crecimiento lineal (en estatura) después de la menarquia es menos intenso y se prolonga 4-5 años hasta la finalización del crecimiento pélvico, el cual no presenta estirón puberal (Bogin, 1999).

En casi todas las regiones del mundo se ha registrado una tendencia secular hacia una menor edad a la menarquia, lo cual coincide con mejoras en los estándares de vida, en particular la nutrición, el saneamiento y la prestación de asistencia sanitaria (Parent, Teilmann et al. 2003). Aparte de este cambio histórico, la edad a la menarquia varía sustancialmente en función de factores genéticos e influencias psicosociales asociadas al entorno familiar, (Parent, Teilmann et al. 2003). Ellis y Garber 2000).

Varios estudios de mellizos y familiares muestran una fuerte asociación genética entre la edad a la menarquia de madres e hijas, con estimaciones de heredabilidad entre 0.57 y 0.82 (Anderson, Duffy et al. 2007; Morris, Jones et al. 2011; Dvornyk y Waqar -ul -Haq 2012). A pesar de tener un importante componente genético, la edad a la menarquia sigue siendo una característica bastante plástica que responde a condiciones energéticas y psicosociales durante la vida temprana (este patrón típico es distinto al de los casos relacionados a patologías médicas que requieren atención clínica). Por ejemplo, tienen mayor probabilidad de tener una menarquia temprana las niñas con mayor tamaño corporal (índice de masa corporal, peso y estatura) (Cooper, Kuh et al. 1996); tasas de crecimiento

más rápidas durante la niñez (dos Santos Silva, De Stavola et al. 2002); posición socioeconómica más alta en la niñez (Wronka y Pawlinska - Chmara 2005); conflicto familiar y divorcio de los padres (Wierson, Long et al. 1993); presencia de un padrastro (Ellis y Garber 2000); y la exposición a factores de estrés tales como la guerra poco antes de la menarquia (Prebeg y Bralic 2000). En contraste, un alto nivel de actividad física y un bajo nivel de ingesta nutricional, ya sea por razones de imagen corporal, atléticas o de subsistencia diaria, tienen un efecto de retraso en la aparición de la primera menstruación (Moisan, Meyer et al. 1991; Ellison 1994; Gluckman y Hanson 2006).

Desde una perspectiva de historia de vida, la variación en la edad a la menarquia en respuesta a las condiciones vividas durante la infancia ayuda a maximizar el éxito reproductivo, ya que el momento y el grado de inversión energética se ajustan a los recursos energéticos y sociales disponibles. Se piensa que la asociación epidemiológica entre la edad a la menarquia y la salud y la fertilidad en la etapa adulta refleja la serie de compromisos (*trade-offs*) entre funciones vitales de reproducción, crecimiento y manutención adquiridos en etapas formativas del ciclo vital (Eaton, Pike et al. 1994; Kuh y Hardy 2002).

b. VARIACIÓN EN EL FUNCIONAMIENTO DEL SISTEMA REPRODUCTIVO EN LA ETAPA ADULTA

El funcionamiento del sistema reproductivo en mujeres adultas, definido por sus perfiles hormonales, muestra una variación significativa de mujer a mujer, y para una misma mujer en distintos ciclos (Ellison 1993; Ellison 1994; Vitzthum, Bentley et al. 2002; Jasienska y Jasienski 2008) (Figura 6).

Las diferencias en niveles hormonales entre mujeres están asociadas al genotipo (Jasienska, Kapiszewska et al.. 2006), a las condiciones durante el desarrollo fetal y el crecimiento infantil (Jasienska, Thune et al.. 2006; Jasienska, Ziomkiewicz et al.. 2006; Núñez de la Mora, Chatterton et al.. 2007; Núñez-De La Mora, Bentley et al.. 2008), a la edad (Ellison 1990; Lipson y Ellison 1992) y a variables como la calidad de la dieta (Bagga, Ashley et al.. 1995; Schliep, Schisterman et al.. 2013) y el estrés psicosocial (Edozien 2006).

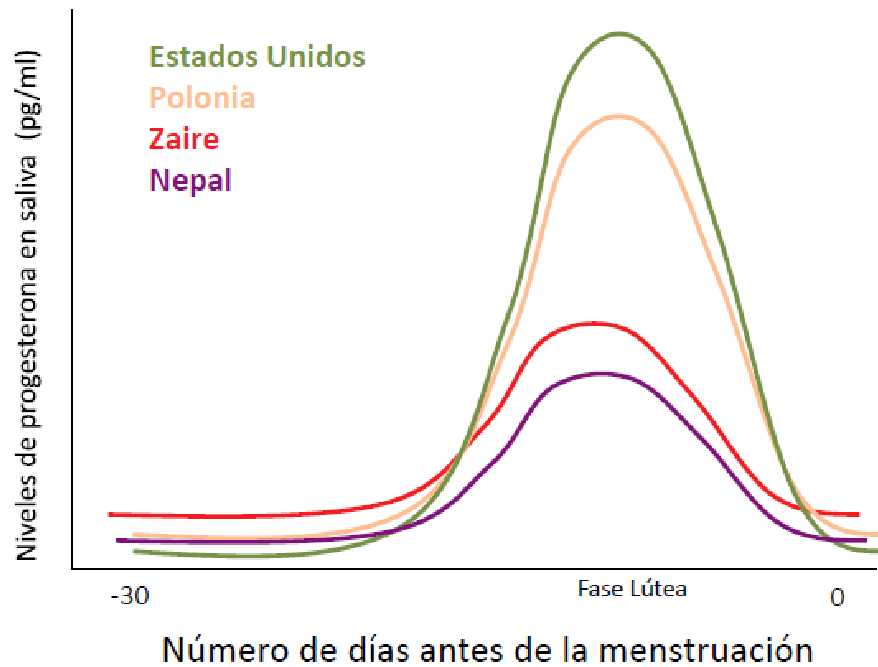


Figure 6. Variación inter-poblacional en la función ovárica (adaptado de Ellison et al. 1993)

Además, los niveles hormonales varían en respuesta a condiciones agudas de disponibilidad de energía metabólica. En situaciones de gasto de energía mayor y/o balance energético negativo (Ellison 2001), tales como las relacionadas con la escasez estacional de alimentos (Bentley, Harrigan et al. 1998), el trabajo físico en poblaciones de subsistencia (Panter-Brick 1993; Jasienska y Ellison 1998; Jasienska y Ellison 2004), el ejercicio voluntario (Ellison y Lager 1986; Brooks, Nevill et al. 1990; Morris, Payne et al. 1999; Pirke, Wurmser et al. 1999) o la dieta en las sociedades occidentalizadas (Schweiger, Laessle et al. 1987), la función ovárica se inhibe y las posibilidades de concepción se reducen (Bailey, Jenike et al. 1992). Se concibe la actividad de la función reproductiva no como un 'interruptor' que se prende o se apaga, sino como un 'termostato' que responde a lo largo de un gradiente que va de amenorrea total y cero probabilidad de concepción, a ciclos regulares con alta probabilidad de concepción. Aún cuando los detalles de los mecanismos que la subyacen están por

describirse, la ERH propone que dicha modulación *normal*, temporal y reversible de la función ovárica responsiva a las condiciones ecológicas es adaptativa, ya que ayuda a optimizar el esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida en un organismo iteróparo (aquél que se caracteriza por presentar múltiples ciclos reproductivos durante su vida) (Ellison 2003).

c. EMBARAZO

Cada evento reproductivo en una mujer se puede dividir en gestación, parto, lactancia y reanudación de los ciclos menstruales. Estas etapas implican costos en tiempo y energía para la mujer. En comparación con nuestros parientes primates más cercanos, los bebés humanos nacen con mayor tejido adiposo, más grandes y más pesados en relación al tamaño de la madre, lo que hace que los bebés humanos sean más costosos de producir (Kuzawa 1998; Mace 2000). En comparación con otros mamíferos de tamaño corporal similar, los primates del suborden Haplorrhini, tanto humanos como no-humanos, tienen largos períodos de gestación y lactancia y una desaceleración del crecimiento postnatal en relación al período prenatal (Dufour y Sauther 2002).

Los costos energéticos del embarazo incluyen los del crecimiento del tejido fetal, el crecimiento y mantenimiento de los tejidos de sostén de la madre, la acumulación de grasa materna, y la tasa metabólica basal (TMB) cada vez mayor del feto en crecimiento. En nuestra especie, para el sexto mes de gestación, por ejemplo, el gasto de energía diaria materna puede alcanzar el doble de la TMB de la madre antes del embarazo (Forsum y Löf 2007).

Las hembras de *Homo sapiens* presentan una serie de estrategias fisiológicas y de comportamiento que permiten cubrir estos gastos extraordinarios mediante el aumento de la ingesta calórica, la disminución de la actividad física y/o el aumento de la eficiencia metabólica a través de una reducción de la taza metabólica basal (TMB) (Prentice y Goldberg 2000; Dufour y Sauther 2002). Dichas estrategias varían entre individuos y poblaciones y permiten a las mujeres sustentar la reproducción aun cuando la energía es limitada, sin embargo, implican también compromisos (*trade-offs*) a largo plazo que se manifiestan en términos de salud y supervivencia de la madre (Lummaa 2010).

Además de los costos energéticos directos, la gestación también puede evaluarse en términos de éxito reproductivo a lo largo de la vida de la mujer. Los compromisos energéticos a corto y a largo plazo asociados a la inversión reproductiva durante el embarazo suelen dar lugar a un conflicto de intereses entre la madre y sus hijos, quienes sólo comparten la mitad de sus genes; lo que puede

beneficiar a la madre no necesariamente tiene que ser ventajoso para los hijos y viceversa (Haig 2008). Tales conflictos genéticos entre madres e hijos se han invocado no sólo en ciertos desórdenes del embarazo como la preclampsia, sino también en hipótesis para explicar la evolución de la historia de vida humana (Haig 2010).

Dados los altos costos energéticos de la gestación, existen mecanismos maternos, tanto conductuales como fisiológicos que modulan la inversión de acuerdo al valor reproductivo potencial de cada evento (Wasser y Barash 1983; Peacock 1991). Además de mecanismos de aborto espontáneo temprano de fetos defectuosos o anormales (Forbes 1997; Baird 2009), la inversión en la gestación varía en respuesta a las condiciones ecológicas. Por ejemplo, en entornos en los que la condición de la madre se ve comprometida, la probabilidad de concepción es menor (Bailey, Jenike et al., 1992; Vitzthum, Spielvogel et al. 2004), y los riesgos de pérdida temprana del embarazo (Nepomnaschy, Welch et al. 2006; Vitzthum, Thornburg et al. 2009) y de parto prematuro (Pike 2005) aumentan.

Incluso los embarazos ya establecidos se ven afectados por variables ecológicas y sociales (Pike, 2001): la ingesta de alimentos, la actividad física, las enfermedades y el estrés psicosocial afectan el crecimiento, el desarrollo y la supervivencia fetal de manera directa; e indirectamente, a través de los efectos negativos sobre la condición física materna y el aumento de peso gestacional (Prentice, Cole et al. 1987; Bonzini, Coggon et al. 2007; Menezes, Yakoob et al. 2009; Schantz -Dunn y Nour 2009; Loto y Awowole 2012). Otros aspectos del entorno físico, como la falta de oxígeno (hipoxia) a altitudes elevadas (Moore,Charles et al. 2011) o el estrés por calor (Bronson 1995) también impactan negativamente, en términos de crecimiento y prematuridad, el resultado del embarazo.

En términos comparativos, la duración de la gestación humana y el crecimiento fetal están limitados principalmente por el metabolismo materno, lo que algunos autores proponen subyace la altricialidad secundaria humana (Dunsworth, Warrener et al. 2012). La duración del embarazo se ve afectada por varios factores relacionados con la madre como la paridad, las características socio-demográficas, los partos prematuros previos, el tabaquismo, la edad, el origen étnico y el estado nutricional actual (Shiono, Klebanoff et al. 1986; Peacock, Bland et al.1995; Roshni, Steer et al. 2004; Rayco - Solon, Fulford et al. 2005). Sin embargo, se sabe muy poco acerca del rango y significado de la variación normal en la duración de los embarazos a término a nivel poblacional.

BOX 2. Ecología Reproductiva de mujeres Bangladeshis migrantes en Londres, Inglaterra. *El estudio sobre las diferencias en la ecología y conducta reproductiva de mujeres Bangladeshis de primera y segunda generación radicadas en Londres, Inglaterra se llevó a cabo durante el periodo 2000-2003 por la Dra. Alejandra Núñez-de la Mora. El objetivo general fué evaluar el efecto del medio ambiente ecológico y sociocultural en los patrones reproductivos de mujeres que, como resultado de su historia migratoria, crecieron y se desarrollaron en condiciones contrastantes.*

Preguntas principales: *La pregunta central de esta investigación fue la siguiente: ¿Cuál es el orígen de la variabilidad inter- e intrapoblacional en niveles de esteroides reproductivos? Ya en 1996, el Profesor Peter Ellison de la Universidad de Harvard, había propuesto, con base a datos indirectos, que dicha variabilidad pudiera tener su orígen en las condiciones energéticas experimentadas durante el desarrollo, las cuales propuso, determinan la cadencia de crecimiento y maduración y los parámetros fisiológicos operativos del eje hipotálamico-pituitario-ovárico (Ellison, 1996); el presente estudio puso a prueba de manera empírica dicha hipótesis (Núñez-de la Mora et al., 2007).*

Diseño del estudio y métodos: *Se utilizó un diseño de migrantes en el cual participaron 227 mujeres de 19- 39 años de edad divididas en cinco grupos: 1) mujeres que nacieron y crecieron en Bangladesh pero migraron a Inglaterra cuando adultas; 2) mujeres que nacieron y crecieron en Bangladesh pero migraron a Inglaterra antes de la pubertad; 3) mujeres de padres Bangladeshis que nacieron y crecieron en Inglaterra; 4) mujeres Bangladeshis que nacieron y crecieron en Bangladesh; y finalmente, 5) mujeres inglesas de ascendencia europea que nacieron y crecieron en Inglaterra. Las participantes contribuyeron una muestra diaria de saliva durante un ciclo menstrual completo, respondieron dos cuestionarios acerca de sus historias migratoria y reproductiva, actividad física y dieta y se les tomaron medidas antropométricas. Las muestras de saliva fueron analizadas mediante ensayos inmunoenzimáticos para estimar los niveles de progesterona y estradiol.*

Resultados: *Los resultados muestran que las mujeres cuya infancia transcurrión en condiciones de bajo gasto energético, ingesta energética estable, bajos retos inmunológicos y acceso a servicios de salud en Inglaterra tienen niveles significativamente más altos de progesterona que mujeres que se desarrollaron en condiciones menos favorables en Bangladesh.*

Relevancia: *Esta investigación demuestra que en mujeres, la infancia es un periodo que sirve, entre otras cosas, para monitorear las condiciones medioambientales y modular la función reproductiva de acuerdo a las proyecciones para la vida adulta, lo cual, ultimadamente, permite optimizar el esfuerzo reproductivo. Dicha plasticidad, sin embargo, puede generar compromisos (trade-offs) que afecten negativamente la salud en la vida adulta, como por ejemplo, un mayor riesgo de cánceres reproductivos asociados a niveles altos de esteroides ováricos.*

d. Lactancia

En humanos, las demandas energéticas asociadas a la lactancia son mayores que para el embarazo y son una consecuencia de la producción de la leche y el mantenimiento de la actividad de las glándulas mamarias (Prentice y Prentice 1988). Las mujeres tienden a aumentar el consumo de energía (mayor ingesta calórica) para satisfacer, en parte, el costo de la lactancia; pero en situaciones en las que esto no es posible (por ej., extrema pobreza), las mujeres hacen uso de estrategias similares a las utilizadas durante la gestación para afrontar los costos de amamantar (Dufour y Sauther 2002). En casos de restricciones energéticas extremas (grandes hambrunas, por ejemplo), la lactancia se mantiene pero al enorme costo de producir agotamiento energético materno, el cual tiene implicaciones importantes para la salud y supervivencia tanto de la madre como para su descendencia (Tracer 1991; Winkvist, Rasmussen et al. 1992; Prentice y Goldberg 2000).

La duración de la lactancia humana depende de la socioecología de la población y, por lo tanto, es muy variable entre culturas, pudiendo durar entre cero a más de cinco años (Sellen 2001). El destete se considera un proceso y no un evento; su comienzo y su duración son extremadamente variables (Sellen 2007). Comparado con otros hominidos, el destete en humanos es flexible y ocurre a edades más tempranas, lo que lo hace un rasgo singular de la historia de vida de nuestra especie. Se ha propuesto que dicha estrategia pudo haber significado una ventaja reproductiva importante ya que, la ablactación temprana y flexible permite el tránsito de una alimentación directa, exclusiva y costosa (lactancia materna), hacia una forma menos demandante para la madre pero adecuada para el infante, una basada en alimentos complementarios seguros y nutricionalmente adecuados. Este patrón permite a otros miembros del grupo participar en la crianza y contribuir al esfuerzo reproductivo (cuidado aloparental), Para la madre, el delegar esfuerzos le permite redirigir su energía y tiempo a un nuevo embarazo sin poner en riesgo la supervivencia de su descendencia actual (Sellen 2007). Una de las consecuencias cruciales de esta estrategia de inversión materna es el característico patrón reproductivo humano de tasas de fecundidad altas e intervalos intergenésicos (intervalos entre nacimientos) relativamente cortos (en comparación por ejemplo, con los de los chimpancés incluso cuando sus ciclos de vida son más cortos) (Hill y Kaplan 1999; Mace 2000). Recientemente Bogin y colaboradores (2014) han propuesto que esta forma de reproducción 'biocultural' reduce significativamente el esfuerzo reproductivo neto a lo largo de la vida, lo que pudo haber estado implicado en la prolongación de la expectativa de vida humana.

A nivel metabólico y fisiológico, la variación en los intervalos entre nacimientos depende de la duración de la amenorrea asociada a la lactancia, un período inicial de anovulación y subfertilidad subsecuente causado por la supresión de la función ovárica. Independientemente de aspectos culturales que restringen la actividad sexual post-parto (tabús), desde el punto de vista fisiológico, el retorno a la fertilidad después del parto está determinado en gran medida por la dinámica de la disponibilidad de energía materna, la cual está estrechamente vinculada con el contexto ecológico en el que se produce la lactancia (Ellison y Valeggia 2003; Valeggia y Ellison 2009).

e. MENOPAUSIA

La menopausia, el cese definitivo de la menstruación, es el marcador retrospectivo de envejecimiento reproductivo más prominente y se declara después de doce meses consecutivos de amenorrea (Utian 1999). La menopausia puede ser natural o iniciada por la extirpación quirúrgica del útero y/o de los ovarios. El período de transición de un patrón de ciclos fértiles regulares a un estado de infertilidad irreversible se conoce como peri-menopausia y comúnmente se produce a lo largo de varios años. Se caracteriza por una disminución notoria en la probabilidad de concepción, ciclos menstruales cada vez más irregulares y variaciones importantes en los niveles de FSH, estradiol y progesterona relacionadas con la disminución del número de folículos ováricos (te Velde, Dorland et al. 1998).

La edad a la menopausia natural varía considerablemente dentro y entre poblaciones, con medianas que oscilan entre los 49 y 52 años en poblaciones industrializadas y algunos años más temprano en sociedades tradicionales (Sowers y La Pietra 1995; Morabia y Costanza 1998; Gold, Bromberger et al. 2001). Varios estudios genealógicos han indicado una fuerte relación de heredabilidad entre madres e hijas en cuanto a la edad a la menopausia (Torgerson, Thomas et al.. 1997). Se han descubierto un número de variantes genéticas asociadas a la edad a la menopausia natural, pero la menopausia, como rasgo genético complejo, todavía no se comprende en su totalidad (de Bruin, Bovenhuis et al. 2001;. Kok, Onland-Moret et al. 2005).

Se ha postulado que las condiciones pre- y perinatales que afectan el crecimiento influyen también en la edad de la menopausia al impactar el tamaño de la reserva ovárica inicial y la tasa de disminución de los ovocitos en la vida postnatal (Cresswell, Egger et al. 1997; Te Velde, Dorland et al.. 1998). En apoyo a esta hipótesis, se han encontrado varios factores de riesgo asociados a la menopausia temprana que tienen su origen durante la vida temprana o el desarrollo, tales como: el no

haber sido amamantada (Hardy y Kuh 2002; Mishra, Hardy et al. 2007), una baja talla al nacer y un crecimiento temprano deficiente (Cresswell, Egger et al. 1997; Hardy y Kuh 2002), un nivel socioeconómico adverso durante la infancia (Hardy y Kuh 2002; Mishra, Hardy et al. 2007) y el haber experimentado el divorcio de los padres a temprana edad (Hardy y Kuh 2005). Salvo el hábito de fumar (Parente, Faerstein et al. 2008) y la nuliparidad (Cramer, Xu et al., 1995; Harlow y Signorello 2000), ambos factores asociados a una edad menor a la menopausia, otras variables como la posición socioeconómica, el estrés psicosocial y la salud reproductiva, han demostrado asociaciones poco consistentes (ver Kok, Onland-Moret et al. 2005;. Mishra, Cooper et al.. 2009).

La menopausia y los notables cambios endocrinológicos y socio-culturales asociados a ella afectan varios aspectos de la salud y el bienestar de las mujeres. Por ejemplo, la edad temprana a la menopausia se asocia con un mayor riesgo de mortalidad, osteoporosis, enfermedad cardiovascular y problemas de salud mental. Del mismo modo, después de la menopausia aumenta el riesgo de cáncer de ovario (ver Kuh y Hardy 2002). La disminución de la secreción de estrógenos en el periodo peri-menopáusico se asocia, en mayor o menor grado, con varios malestares somáticos y psicológicos, tales como sofocos, sudores nocturnos y la alteración de las funciones cognitivas. La experiencia y la percepción de estos síntomas, sin embargo, varían de manera significativa entre mujeres, dentro y entre culturas (Melby, Lock et al. 2005; Sievert 2006).

El hecho de que las mujeres pueden vivir varias décadas más allá del cese de su edad fértil es uno de los rasgos más singulares de la historia de vida humana. Desde una perspectiva evolutiva, se ha sugerido que el origen de la menopausia se relaciona con el beneficio (en términos de éxito reproductivo) que resulta de suspender prematuramente la reproducción propia para redirigir la inversión de tiempo y energía hacia los hijos (Madrigal y Meléndez-Obando 2008; Peccei 1995; Peccei 2001) y nietos (Hill 1993; Hawkes, O'Connell et al. 1998; Lahdenperä, Lummaa et al. 2004; Shanley, Sear et al. 2007). Se ha propuesto también que la menopausia puede haber resultado de la competencia reproductiva entre generaciones para minimizar el periodo en el que estas se sobrelapan (Cant y Johnstone 2008). En contraste, Ellison (2008) ha argumentado que la característica inusual de la historia de vida humana relacionada con la menopausia se refiere no al hecho de que ésta ocurre, o la edad a la que ocurre, sino al hecho de que, a diferencia de otros primates en vida libre, los humanos rutinariamente viven varios años después de la menopausia. Por ejemplo, la limitada evidencia disponible para poblaciones de chimpancés y gorilas en vida libre muestra que, si bien una minoría de la población presenta características menopáusicas en términos fisiológicos, la gran

mayoría de los individuos no alcanzan a experimentar la senescencia reproductiva pues mueren por otras causas antes de ello ocurra (Alberts 2013).

5. ECOLOGÍA REPRODUCTIVA MASCULINA

Históricamente, la ecología reproductiva masculina ha recibido menos atención que su contraparte femenina. Es posible que esto se deba a que la estrategia reproductiva masculina sea concebida como más simple y directa. En la mayor parte de las especies de mamíferos, las hembras cargan con los riesgos y la mayor parte de los costos energéticos de la gestación, parición, amamantamiento y crianza de sus crías. En consecuencia, el momento y las circunstancias en las que una hembra concibe y da a luz son de crítica importancia para su éxito reproductivo. La estrategia reproductiva de los machos, en cambio, está centrada en optimizar el acceso sexual a las hembras. La inversión paterna en la descendencia es mínima o nula, exactamente lo opuesto a lo observado en las hembras. Aún más, la inversión energética necesaria para la producción de semen y fluido seminal es comparativamente menor. En consecuencia, se asume que la fisiología reproductiva de los machos debe ser más robusta y, por lo tanto, menos sensible a su estado energético, de salud y a las condiciones socio- ambientales. Sin embargo, hay un número de especies de mamíferos incluyendo la nuestra, *Homo sapiens*, en las que los machos hacen una inversión importante en su progenie, ya sea en sus hijos y nietos o en la progenie de sus hermanas (Holden 2003). En estas especies, las estrategias reproductivas masculinas incluyen comportamientos, un metabolismo y una responsividad del eje HPT sensible a las condiciones individuales y al contexto socioambiental.

Si bien en *Homo sapiens,* como en el resto de los mamíferos, los machos compiten entre sí por acceso a parejas, la competencia inter-individuos no es la única estrategia reproductiva. En la mayor parte de los contextos socioecológicos humanos, las hembras ejercen cierto nivel de selección sexual. Dicha selección se basa en parte, en la calidad fenotípica de los candidatos, percibida por las hembras a través de rasgos sexuales secundarios (inteligencia social y práctica, musculatura, altura, tono de voz, simetría corporal, entre otros). Además de ser un reflejo del potencial genético, estas características permiten a los machos competir por recursos críticos y de esta forma, permiten a las hembras evaluar el potencial reproductivo y la capacidad de cuidado e inversión paterna de los candidatos. El desarrollo de estos atributos requiere de una cantidad importante de energía por lo que se predice que las estrategias ontogenéticas que desarrollará un individuo, así como sus estrategias

reproductivas durante la adultez estarán limitadas por la energía disponible en períodos críticos de la vida (Bribiescas 2001; Bribiescas 2006). Durante la fase reproductiva, el balance entre la asignación de recursos al funcionamiento del eje hipotálamo-pituitario-testicular (HPT), y al de los demás sistemas biológicos implicados en la reproducción (como los sistemas nervioso, inmunitario, óseo y muscular) dependerán, mayoritariamente, del balance energético, el contexto socioambiental y el momento de la vida en la que se encuentre un individuo (Bribiescas 2001).

a. Función testicular durante el desarrollo temprano

En mamíferos, el desarrollo del fenotipo masculino depende de la presencia del gen SRY o TDF (por sus nombres en Ingles: *sex-determining region o testis-determining factor*, respectivamente) localizado en el cromosoma Y. Dicho gen promueve el desarrollo del tejido testicular en las primeras semanas que siguen a la concepción (Wallis, Waters et al. 2008). Los testículos en desarrollo comienzan rápidamente a producir testosterona y otros andrógenos potentes que estimulan y controlan la forma externa y la estructura interna de los genitales masculinos. La producción de testosterona es alta durante la gestación y los primeros seis meses posparto, pero disminuye notablemente durante la infancia y la niñez (Rey, Musse et al. 2009). Las condiciones sociales, físicas e inmunológicas en las que el embrión, y posteriormente el infante se desarrollan, pueden impactar la programación del eje HPT afectando el fenotipo adulto en características como los niveles basales de testosterona y la producción espermática. Se ha propuesto que el efecto de los factores ambientales durante el desarrollo temprano en ciertos rasgos reproductivos son resultado de modificaciones epigenéticas, pero el conocimiento en esta área es incipiente (Bribiescas 2001; Muehlenbein and Bribiescas 2005; Magid 2011).

b. Pubertad

Los mecanismos fisiológicos que inician la activación del eje HPT y la maduración de la función testicular dando lugar a la transición conocida como pubertad no se comprenden en su totalidad. El proceso se inicia durante una transición anterior llamada adrenarquia que se caracteriza por un marcado incremento en la producción de andrógenos por las glándulas suprarrenales (adrenales), los cuales a su vez, desencadenan cambios en la actividad de algunos centros hipotalámicos. Entre estos cambios, los más notables son el establecimiento de un patrón de excreción

de GnRH pulsátil y del circuito de retroalimentación negativa del eje HPT (Campbell 2006; Campbell et al., 2011).

Al llegar la pubertad, el aumento significativo en los niveles de testosterona promueve la maduración del sistema reproductivo, el comienzo de la espermatogénesis y el desarrollo gradual de las características sexuales secundarias como el vello facial y púbico, la maduración ósea y muscular y, eventualmente, el cambio de voz.

En promedio los niños comienzan la pubertad entre los 12 y los 13 años (Bogin 1999), pero el momento en que esta transición se inicia varía considerablemente entre individuos y poblaciones. Las fuentes de variabilidad en el inicio de la pubertad son menos conocidas en hombres que en mujeres. Una posible causa es la falta de un marcador biológico concreto y definitivo del inicio de la pubertad masculina, equivalente a la menarquia en mujeres (Zemel, Worthman et al. 1993; Panter-Brick, Todd et al. 1996; Campbell, Gillett-Netting et al. 2004). No obstante, hay evidencia que sugiere que el estado energético, inmunológico y psicosocial de un individuo pueden afectar el momento en que se inicia la transición a la pubertad. Específicamente, se ha demostrado que en poblaciones que viven en condiciones energéticas desfavorables, el inicio de la secreción de los esteroides gonadales que marcan el inicio de la pubertad ocurre a edades más tardías (Campbell, Leslie et al. 2005). En línea con estos resultados, las infecciones recurrentes durante el desarrollo, los problemas de inmunodeficiencia, anemia crónica, y ambientes psicosociales patológicos se asocian a retrasos en la maduración sexual (Pozo y Argente, 2002). En ciertos casos, dicho retraso puede estar mediado por cambios en la producción o en la capacidad de respuesta a la hormona del crecimiento (HC). De manera contrastante, se ha observado que individuos que experimentaron un crecimiento y aumento de peso postnatal relativamente rápido inician su maduración sexual más temprano (Ong, Bann et al. 2012). Desde una perspectiva ecológica, dichos cambios en la velocidad de maduración sexual pueden ser interpretados como una modulación de las estrategias reproductivas en respuesta a la disponibilidad de recursos; en situaciones en las que los recursos no son limitantes, o la competencia es menos intensa, el adelantar el proceso de maduración ofrece las ventajas de una carrera reproductiva más larga con mayor potencial de dejar mayor descendencia.

c. VARIACIÓN EN LA FUNCIÓN REPRODUCTIVA MASCULINA DURANTE LA ETAPA ADULTA

De manera semejante a lo observado en mujeres, la actividad del eje HPT medida a través de los niveles de testosterona circulante, varía significativamente entre poblaciones en condiciones socioecológicas diversas, entre individuos, y de un día a otro en un mismo individuo (Bribiescas 2001; Muehlenbein y Bribiescas 2010). Dicha variabilidad responde tanto a diferencias genéticas individuales en la regulación de la testosterona, como en la sensibilidad y respuesta a variables socioecológicas como la intensidad y frecuencia de retos inmunológicos, energéticos y psicosociales (Xita y Tsatsoulis 2010; Coviello, Haring et al. 2012), (Figura 7).

Los hombres que viven en sociedades industrializadas, con amplio acceso a recursos energéticos y una vida relativamente sedentaria presentan niveles de testosterona mayores a aquellos que viven en sociedades no industrializadas con restricciones nutricionales y altos niveles de actividad física (Bribiescas 2010). Desde una perspectiva ecológica esta diferencia en niveles de testosterona entre poblaciones puede interpretarse como el resultado de estratégicas energéticas divergentes. Los contextos ecológicos con mayor carga patógenica y en los que la supervivencia diaria requiere de una alta inversión energética, demandan una mayor inversión metabólica en los sistemas inmunitario y muscular. En las sociedades industrializadas donde las demandas energéticas son menores y los recursos más abundantes, los hombres invierten más en crecimiento y en el desarrollo de caracteres sexuales secundarios, ambas características asociadas a mejores perspectivas en términos de éxito reproductivo (Muehlenbein y Bribiescas 2010).

En contraste con lo que ocurre en mujeres, cambios pequeños en el balance energético de un individuo parecen no afectar de manera significativa los niveles de testosterona circulante ni el proceso de espermatogénesis (Bentley, Harrigan et al. 1993; Ellison and Panter-Brick 1996; MacDonald, Herbison et al. 2010; Muehlenbein y Bribiescas 2010). Es sólo en condiciones energéticas más extremas como el ayuno o la actividad física sostenida, que se ve un efecto en el funcionamiento del eje HPT (Opstad 1992; Gómez-Merino, Chennaoui et al. 2003; Goto, Shioda et al. 2013). Sin embargo, dichos efectos, son efímeros y la actividad del eje HPT se restablece al remover el desafío energético.

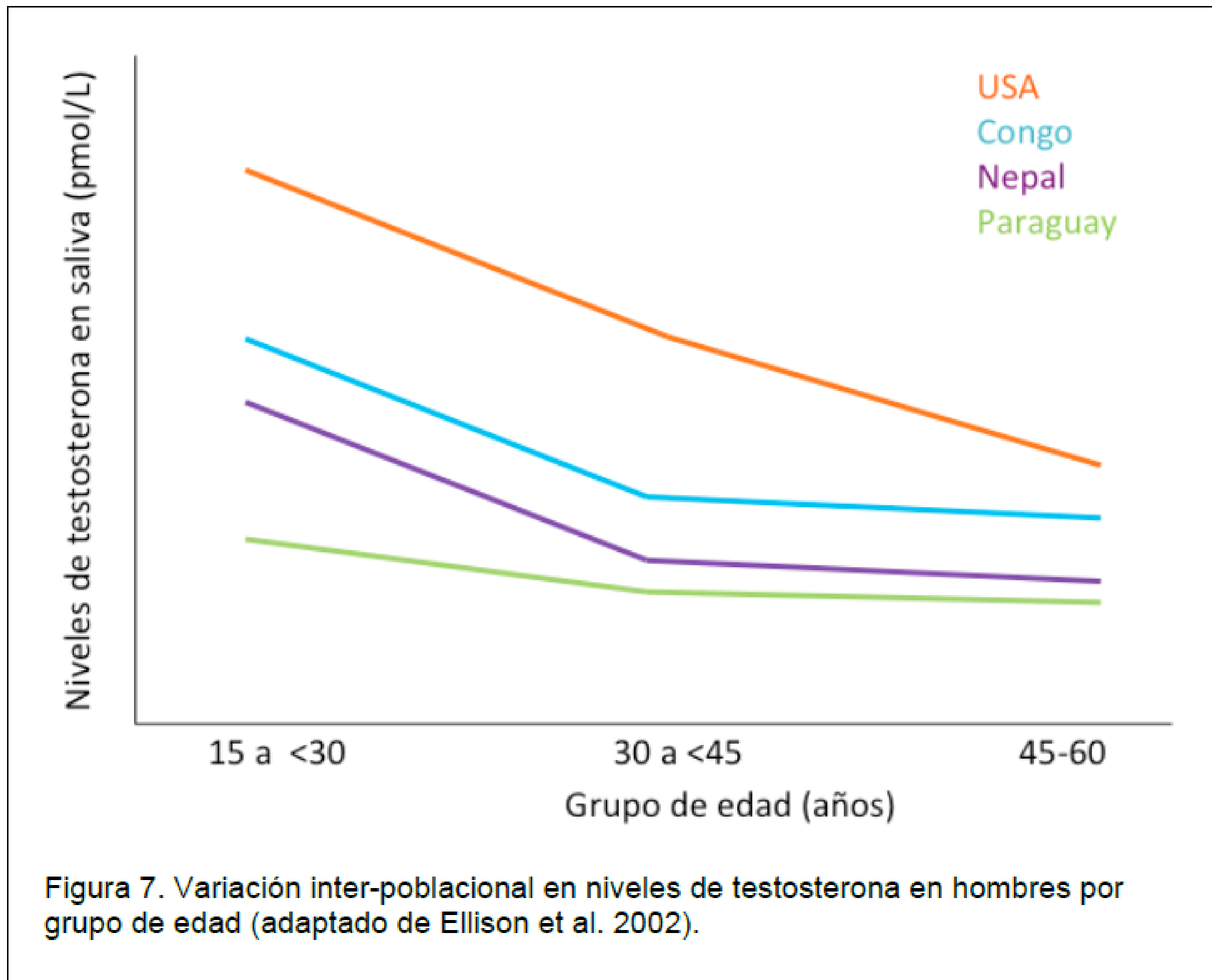


Figura 7. Variación inter-poblacional en niveles de testosterona en hombres por grupo de edad (adaptado de Ellison et al. 2002).

En contraste, los desafíos inmunológicos y la exposición prolongada o crónica a niveles altos de estrés psicosocial se asocian comúnmente a niveles abatidos de testosterona circulante (Muehlenbein y Bribiescas 2005; Chichinadze y Chichinadze 2008; Muehlenbein, Hirschtick et al. 2010). Esta depresión hormonal es, en parte, resultado del efecto que las hormonas glucocorticoides, tales como el cortisol, tienen sobre el eje HPT, y que son secretadas por el llamado eje del estrés (Hipotalámico-Pituitario-Adrenal o HPA) en, precisamente, situaciones agobiantes (Hardy, Gao et al. 2005; Hu, Lian et al. 2008).

La relación entre el eje del estrés y el eje reproductivo es compleja; el resultado de sus interacciones depende del contexto y del tipo de estrés que el individuo enfrente.

Por ejemplo, un desafío inmunológico como puede ser un cuadro infeccioso, típicamente está acompañado por la activación del eje del estrés y un descenso importante en los niveles de testosterona circulante. Este abatimiento de la actividad del eje HPT, libera energía que es canalizada

al mantenimiento corporal a costa de una supresión temporal de la función reproductiva. Al resolverse la infección, se reasignan los recursos metabólicos y se restablece la actividad del eje HPT (Muehlenbein y Bribiescas 2005; Muehlenbein, Hirschtick et al. 2010). En el caso de un reto psicosocial como lo es un encuentro competitivo entre hombres, ambos ejes, el HPT y el HPA, se activan simultáneamente, al menos al inicio, resultando en un aumento importante en los niveles circulantes de cortisol y testosterona (Booth, Shelley et al. 1989; Bernhardt, Dabbs et al. 1998; Mazur y Booth 1998; Chichinadze y Chichinadze 2008). En este caso, la movilización de energía promovida por la activación del HPA es utilizada por los sistemas nervioso y muscular en preparación para la competencia, mientras que el incremento en testosterona facilita la conducta competitiva así como el rendimiento físico y cognitivo (Booth, Shelley et al. 1989; Bernhardt, Dabbs et al. 1998; Mazur y Booth 1998).

Otro aspecto importante de la actividad del eje HPT radica en que ésta se modifica con la situación marital y la paternidad de un individuo. Varios estudios indican que lo hombres que se encuentran en una relación de pareja, o son padres de niños pequeños tienen niveles circulantes de testosterona menores que los de hombres de la misma edad, solteros y sin niños (Burnham, Chapman et al. 2003; Gray 2003; Gray, Campbell et al. 2004; Gray, Yang et al. 2006; Gray, Parkin et al. 2007; Gettler, McDade et al. 2011). En el contexto de la teoría de historia de vida, estas diferencias en la actividad del eje HPT se interpretan como el resultado de un cambio de estrategia reproductiva en el que los padres invierten la energía disponible en el cuidado paterno en lugar de la competencia sexual por parejas (Gray 2010).

d. Envejecimiento Reproductivo Masculino

Contrario a la menopausia en mujeres, en los hombres no existe un evento puntual que marque el fin de la capacidad para producir descendencia. Eso no significa, sin embargo, que la edad no afecte al eje HPT (Bribiescas 2006). Si bien los cambios en los niveles de testosterona asociados al envejecimiento masculino son modestos, existe evidencia de que el volumen del semen y la movilidad declinan y la morfología de los espermatozoides cambia con la edad. Estos cambios se traducen en una merma de entre 23% y 28% en fertilidad cuando se comparan hombres de 30 y 50 años (Kidd, Eskenazi et al. 2001).

En la mayoría de las poblaciones industrializadas, los niveles de testosterona en hombres decrecen con la edad, mientras que en las poblaciones tradicionales, se observa un efecto muy

pequeño o insignificante de la edad en los niveles de testosterona (Bribiescas 2010) (Figura 7). Curiosamente, la mayor parte de la variación interpoblacional en niveles de testosterona se observa en los grupos de edades tempranas, mientras que en grupos de edad de 50 años o mayores la diferencia es mínima (Bribiescas 2006). Desde la perspectiva de historia de vida, estas diferencias reflejan estrategias alternativas en la asignación de recursos de acuerdo a las demandas ecológicas prevalentes: los hombres que se desarrollan bajo condiciones energéticas adversas dirigen la mayor inversión hacia fortalecer la función inmune, mientras que los hombres que habitan ecologías no restrictivas, pueden mantener niveles altos de testosterona sin comprometer otras funciones vitales (Muehlenbein y Bribiescas 2010).

6. RETOS, PERSPECTIVAS Y OPORTUNIDADES DEL CAMPO DE LA ECOLOGÍA REPRODUCTIVA HUMANA

El objetivo principal de la ERH es comprender cómo responde la función reproductiva a ambientes distintos y cuáles son las consecuencias de dicha variabilidad en términos de salud, éxito reproductivo, y ultimadamente, adecuación; en otras palabras, determinar si la flexibilidad y responsividad de la función reproductiva humana es adaptativa.

Los resultados de investigaciones sobre la variabilidad en la función reproductiva humana realizadas en las últimas dos décadas, ofrecen, en su conjunto, evidencia a favor del argumento de que mucha de la variabilidad fenotípica observada es resultado de la plasticidad fenotípica producto de procesos adaptativos y no de constricciones ontogenéticas o de patologías (Ellison y Jasienska 2007). Sin embargo, uno de los principales retos que aún persisten, es demostrar una ventaja relativa real de dicha variabilidad en términos de adecuación reproductiva en poblaciones contemporáneas. Algunos estudios clínicos y epidemiológicos a largo plazo que incluyen la toma de biomarcadores ofrecen una oportunidad extraordinaria para en este sentido (Stearns, Nesse et al. 2010).

Otro aspecto de la variabilidad reproductiva que es vital para comprender los procesos evolutivos que la subyacen se refiere a las bases genéticas de la misma. Sin embargo, los ecólogos de la reproducción han realizado relativamente poco trabajo a este respecto. (Jasienska, Kapiszewska et al. 2006; Iversen, Thune et al. 2012). Aún mucho por aprender acerca de la variabilidad genética, de las interacciones entre genotipo y fenotipo, y entre genes y medio ambiente, en relación a la función reproductiva (Jasienska 2008). Particularmente acerca de los procesos epigenéticos involucrados en

la programación de las trayectorias reproductivas adultas por factores medioambientales durante el desarrollo (Nuñez-de la Mora, Chatterton et al. 2007; Nuñez-De La Mora, Bentley et al. 2008).

A nivel poblacional, se han descrito algunos compromisos (*trade-offs*) entre funciones vitales y otros rasgos de la historia de vida humana (Lummaa 2010). Sin embargo, a nivel individual, la demostración de dichos compromisos ha sido mucho más complicada (Clancy, Klein et al. 2013). Los avances metodológicos para la cuantificación de biomarcadores asociados a distintas funciones vitales ocurridos en años recientes, tienen el potencial de impulsar la investigación en este sentido (O'Connor, Brindle et al. 2003; McDade, Williams et al. 2007; Valeggia 2007; Salvante, Brindle et al. 2012), el reto pendiente, es la integración de técnicas estadísticas novedosas para analizar los datos que resulten de dichos estudios (Stearns, Byars et al. 2010).

Por último, quizá uno de los grandes retos de la ERH y de muchas otras disciplinas afines, se refiere a las consecuencias biológicas y sociales del cambio sin precedentes que experimentan las poblaciones contemporáneas en todo el mundo. Independientemente de otros procesos evolutivos como la deriva génica y los cambios aleatorios que ocurren simultáneamente, los rápidos cambios económicos, ecológicos y culturales están generando nuevos parámetros, presiones de selección y como resultado, nuevos compromisos (*trade-offs*) que ya se evidencian en algunas variables de la historia de vida humana (Kirk, Blomberg et al. 2001; Byars, Ewbank et al. 2010; Courtiol, Rickard et al. 2013). El estudio de la variabilidad en los patrones fisiológicos, conductuales y de historia de vida que ocurren a medida que los humanos experimentan estos nuevos ambientes bioculturales, mantendrá a los ecólogos de la reproducción humana ocupados por décadas.

AGRADECIMIENTOS

Durante la realización de este trabajo, ANM recibió apoyo del CONACYT, México mediante el Esquema de Retención Convocatoria 2014-01, proyecto I0007-2014-01.

BIBLIOGRAFIA CITADA

Alberts, S.C.,Altmann, J. et al. (2013) Reproductive aging patterns in primates reveal that humans are distinct. *Proceedings of the National Academy of Sciences U S A*. **110**(33):13440-5

Adams Hillard, P. J. (2008). Menstruation in adolescents: what's normal, what's not. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1135** (29-35).

Anderson, C. A., Duffy, D. L., et al.. (2007). Estimation of variance components for age at menarche in twin families. *Behavioural Genetics* **37** (668-677).

Apter, D. (1980). Serum steroids and pituitary hormones in female puberty: a partly longitudinal study *Clinical Endocrinology* **12**(2): 107-120.

Bagga, D., Ashley, J. M., et al.. (1995). Effects of a very low fat, high fiber diet on serum hormones and menstrual function. Implications for breast cancer prevention. *Cancer* **76**(12): 2491-2496.

Bailey, R. C., Jenike, M. R., et al.. (1992). The Ecology of Birth Seasonality Among Agriculturalists in Central Africa. *Journal of Biosocial Sciences* **24**: 393-412.

Baird, D. D. (2009). The gestational timing of pregnancy loss: adaptive strategy? *American Journal of Human Biology* **21**(6): 725-727.

Banks, T. and Dabbs, J. M., Jr. (1996). Salivary testosterone and cortisol in a delinquent and violent urban subculture. *Journal of Social Psychology* **136**(1): 49-56.

Bentley, G. R., Harrigan, A. M., et al.. (1993). Seasonal Effects on Salivary Testosterone Levels Among Lese Males of the Ituri Forest, Zaire. *American Journal of Human Biology* **5**: 711-717.

Bentley, G. R., Harrigan, A. M., et al.. (1998). Dietary composition and ovarian function among Lese horticulturalist women of the Ituri Forest, Democratic Republic of Congo. *European Journal of Clinical Nutrition* **52**(4): 261-270.

Bentley, G. R., Vitzthum, V. J., et al.. (2000). Salivary estradiol levels from conception and nonconception cycles in rural Bolivian women. *Human Biology Association Abstracts*(HBA Meetings): 279.

Bernhardt, P. C., Dabbs, J. M., Jr., et al.. (1998). Testosterone changes during vicarious experiences of winning and losing among fans at sporting events. *Physiology and Behavior* **65**(1): 59-62.

Bogin, B. (1999). *Patterns of human growth*. Cambridge, Cambridge University Press.

Bogin, B., Bragg, J., Kuzawa, C.(2014) Humans are not cooperative breeders but practice biocultural reproduction. *Annals of Human Biology* **41**(4): 368-80.Bonzini, M., Coggon, D., et al.. (2007). Risk of prematurity, low birthweight and pre-eclampsia in relation to working hours and physical activities: a systematic review. *Occupatoinal and Environmental Medicine* **64**(4): 228-243.

Booth, A., Shelley, G., et al.. (1989). Testosterone, and winning and losing in human competition. *Hormones and Behavior* **23**(4): 556-571.

Bribiescas, R. G. (2001). Reproductive ecology and life history of the human male. *American Journal of Physical Anthropology* **Suppl 33**: 148-176.

Bribiescas, R. G. (2001). Reproductive physiology of the human male. *Reproductive Ecology and Human Evolution*. P. Ellison. New York, Aldine de Gruyter**:** 106-133.

Bribiescas, R. G. (2006). *Men : Evolutionary and life history*. Cambridge, MA, Harvard University Press.

Bribiescas, R. G. (2006). On the Evolution, Life History, and Proximate Mechanisms of Human Male Reproductive Senescence. *Evolutionary Anthropology* **15**.

Bribiescas, R. G. (2010). An evolutionary and life history perspective on human male reproductive senescence. Annals of the New York Academy of Sciences 1204: 54-64.

Bribiescas, R. G. (2010). An evolutionary and life history perspective on human male reproductive senescence. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1204**: 54-64.

Bronson, F. H. (1995). Seasonal Variation in Human Reproduction: Environmental Factors. *The Quarterly Review of Biology* **70**(2): 141-164.

Brooks, S., Nevill, M. E., et al.. (1990). The hormonal responses to repetitive brief maximal exercise in humans. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiolocy* **60**(2): 144-148.

Burnham, T. C., Chapman, J. F., et al.. (2003). Men in committed, romantic relationships have lower testosterone. *Hormones and Behavior* **44**(2): 119-122.

Byars, S. G., Ewbank, D., et al.. (2010). Colloquium papers: Natural selection in a contemporary human population. *Proceedings of the National Academy of Sciences U S A* **107 Suppl 1**: 1787-1792.

Campbell, B. C. (2006). Adrenarche and the evolution of human life history. *American Journal of Human Biology* **18**(5): 569-589.

Campbell, B. C. (2011). Adrenarche and middle childhood. *Human Nature* **22**(3): 327-349.

Campbell, B. C., Gillett-Netting, R., et al.. (2004). Timing of reproductive maturation in rural versus urban Tonga boys, Zambia. *Annals of Human Biology* **31**(2): 213-227.

Campbell, B. C., Leslie, P., et al.. (2005). Pubertal Timing, Hormones, and Body Composition Among Adolescent Turkana Males. *American Journal of Physical Anthropology* **128**: 896-905.

Campbell, K. L. and Wood, J. W. (1994). Introduction: What is Human Reproductive Ecology, and Why Should We Care About Studying It? *Annals of the New York Academy of Sciences* **709**: 1-8.

Cant, M. A. and Johnstone, R. A. (2008). Reproductive conflict and the separation of reproductive generations in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences U S A* **105**(14): 5332-5336.

Chichinadze, K. and Chichinadze, N. (2008). Stress-induced increase of testosterone: contributions of social status and sympathetic reactivity. *Physiology and Behavior* **94**(4): 595-603.

Clancy, K. B., Klein, L. D., et al.. (2013). Relationships between biomarkers of inflammation, ovarian steroids, and age at menarche in a rural polish sample. *American Journal of Human Biology* **25**(3): 389-398.

Cooper, C., Kuh, D., et al.. (1996). Childhood growth and age at menarche. *British Journal of Obstetrics and Gynaecology* **103**(8): 814-817.

Courtiol, A., Rickard, I. J., et al.. (2013). The Demographic Transition Influences Variance in Fitness and Selection on Height and BMI in Rural Gambia. *Current Biology* **23**(10): 884-889.

Coviello, A. D., Haring, R., et al.. (2012). A genome-wide association meta-analysis of circulating sex hormone-binding globulin reveals multiple Loci implicated in sex steroid hormone regulation. *PLoS Geneicst* **8**(7): e1002805.

Cramer, D. W., Xu, H., et al.. (1995). Does "incessant" ovulation increase risk for early menopause? *American Journal of Obstetrics and Gynecology* **172**(2 Pt 1): 568-573.

Cresswell, J. L., Egger, P., et al.. (1997). Is the age of menopause determined in-utero? *Early Human Development* **49**(2): 143-148.

Dabbs, J. M., Jr., Frady, R. L., et al.. (1987). Saliva testosterone and criminal violence in young adult prison inmates. *Psychosomatic Medicine* **49**(2): 174-182.

de Bruin, J. P., Bovenhuis, H., et al.. (2001). The role of genetic factors in age at natural menopause. *Human Reproduction* **16**(9): 2014-2018.

dos Santos Silva, I., De Stavola, B. L., et al.. (2002). Prenatal factors, childhood growth trajectories and age at menarche. *International Journal of Epidemiology* **31**(2): 405-412.

Dufour, D. L. and Sauther, M. L. (2002). Comparative and evolutionary dimensions of the energetics of human pregnancy and lactation. *American Journal of Human Biology* **14**(5): 584-602.

Dunsworth, H. M., Warrener, A. G., et al.. (2012). Metabolic hypothesis for human altriciality. *Proceedings of the National Academy of Sciences U S A* **109**(38): 15212-15216.

Dvornyk, V. and Waqar-ul-Haq (2012). Genetics of age at menarche: a systematic review. *Human Reproduction Update* **18**(2): 198-210.

Eaton, S. B., Pike, M. C., et al.. (1994). Women's reproductive cancers in evolutionary context. *The Quarterly Review of Biology* **69**(3): 353-367.

Edozien, L. C. (2006). Mind over matter: psychological factors and the menstrual cycle. *Current Opinion in Obstetrics and Gynecology* **18**(4): 452-456.

Ellis, B. J. and Garber, J. (2000). Psychosocial antecedents of variation in girls' pubertal timing: maternal depression, stepfather presence, and marital and family stress. *Child Development* **71**(2): 485-501.

Ellison, P. T. (1988). Human Salivary Steroids: Methodological Considerations and Applications in Physical Anthropology. *Yearbook of Physical Anthropology* **31**: 115-142.

Ellison, P. T. (1990). Human Ovarian Function and Reproductive Ecology: New Hypotheses. *American Anthropologist* **92**: 933-952.

Ellison, P. T. (1993). Measurements of salivary progesterone. *Annals of the New York Academy of Sciences* **694**: 161-176.

Ellison P. T., Lipson S. F., O'Rourke M. T., Bentley G. R., Harrigan A.M., Panter-Brick C., and Vitzthum V.J. (1993). Population variation in ovarian function. *Lancet* **342**(8868):433-434.

Ellison, P. T. (1994). Advances in Human Reproductive Ecology. *Annual Review of Anthropology* **23**: 225-275.

Ellison, P. T. (1994). Salivary steroids and natural variation in human ovarian function. *Annals of the New York Academy of Sciences* **709**: 287-298.

Ellison, P. T. (1996). Developmental influences on adult ovarian hormonal function. *American Journal of Human Biology* **8**: 725-734.

Ellison, P. T. (2001). *On Fertile Ground: A Natural History of Human Reproduction*. Cambridge, Harvard University Press.

Ellison, P. T. (2003). Energetics and reproductive effort. *American Journal of Human Biology* **15**(3): 342-351.

Ellison, P. T. (2006). *En tierra fértil: historia natural de la reproducción humana. España, Fondo de cultura económica.*

Ellison, P.T. (2008). Energetics, reproductive ecology, and human evolution. *PaleoAnthropology* 2008:172-200.

Ellison, P. T., Bribiescas, R. G., et al.. (2002). Population variation in age-related decline in male salivary testosterone. *Human Reprodruction* **17**(12): 3251-3253.

Ellison, P. T. and Jasienska, G. (2007). Constraint, Pathology, and Adaptation: How Can We Tell Them Apart? *American Journal of Human Biology* **19**: 622-630.

Ellison, P. T. and Lager, C. (1986). Moderate recreational running is associated with lowered salivary progesterone profiles in women. *American Journal of Obstetrics and Gynecology* **154**(5): 1000-1003.

Ellison, P. T., Lipson, S. F., et al.. (1993). Population variation in ovarian function. *Lancet* **342**(8868): 433-434.

Ellison, P. T. and Panter-Brick, C. (1996). Salivary testosterone levels among Tamang and Kami males of central Nepal. *Human Biology* **68**: 955-965.

Ellison, P. T., Panter-Brick, C., et al.. (1993). The Ecological Context of Human Ovarian Function. *Human Reproduction* **8**(12): 2248-2258.

Ellison, P. T. and Valeggia, C. R. (2003). C-peptide levels and the duration of lactational amenorrhea. *Fertility and Sterility* **80** (5): 1279-1280.

Forbes, L. S. (1997). The evolutionary biology of spontaneous abortion in humans. *Trends in Ecology and Evolution* **12**(11): 446-450.

Forsum, E. and Löf, M. (2007). Energy metabolism during human pregnancy. *Annual Review of Nutrition* **27**(277-292).

Gettler, L. T., McDade, T. W., et al.. (2011). Longitudinal evidence that fatherhood decreases testosterone in human males. *Proceedings of the National Academy of Sciences U S A* **108**(39): 16194-16199.

Gluckman, P. D. and Hanson, M. A. (2006). Evolution, development and timing of puberty. *Trends in Endocrinology and Metabolism***17**(1): 7-12.

Gold, E. B., Bromberger, J., et al.. (2001). Factors associated with age at natural menopause in a multiethnic sample of midlife women. *American Journal of Epidemiology* **153**(9): 865-874.

Gomez-Merino, D., Chennaoui, M., et al.. (2003). Immune and hormonal changes following intense military training. *Military Medicince* **168**(12): 1034-1038.

Goto, K., Shioda, K., et al.. (2013). Effect of 2 days of intensive resistance training on appetite-related hormone and anabolic hormone responses. *Clinical Physiological and Functional Imaging* **33**(2): 131-136.

Gray, P. B. (2003). Marriage, parenting, and testosterone variation among Kenyan Swahili men. *American Journal of Physical Anthropology* **122**(3): 279-286.

Gray, P. B. (2010). The Evolution and Endocrinology of Human Behavior: a Focus on Sex Differences and Reproduction. *Human Evolutionary Biology*. M. G. Muehlenbein. Cambridge, UK, Cambridge University Press**:** 277-292.

Gray, P. B., Campbell, B. C., et al.. (2004). Social variables predict between-subject but not day-to-day variation in the testosterone of US men. *Psychoneuroendocrinology* **29**(9): 1153-1162.

Gray, P. B., Parkin, J. C., et al.. (2007). Hormonal correlates of human paternal interactions: a hospital-based investigation in urban Jamaica. *Hormones and Behavior* **52**(4): 499-507.

Gray, P. B., Yang, C. F., et al.. (2006). Fathers have lower salivary testosterone levels than unmarried men and married non-fathers in Beijing, China. *Proceedings. Biological Sciences* **273**(1584): 333-339.

Haig, D. (2008). Intimate relations: Evolutionary conflicts of pregnancy and childhood. *Evolution in Health and Disease*. S. C. Stearns and K. J.C. New York, Oxford University Press**:** 65-76.

Haig, D. (2010). Colloquium papers: Transfers and transitions: parent-offspring conflict, genomic imprinting, and the evolution of human life history. *Proceedings of the National Academy of Sciences U S A.* **107**(Suppl 1): 1731-1735.

Hardy, M. P., Gao, H. B., et al.. (2005). Stress hormone and male reproductive function. *Cell Tissue Research* **322**(1): 147-153.

Hardy, R. and Kuh, D. (2002). Does early growth influence timing of the menopause? Evidence from a British birth cohort. *Human Reproduction***17**(9): 2474-2479.

Hardy, R. and Kuh, D. (2005). Social and environmental conditions across the life course and age at menopause in a British birth cohort study. *British Journal of Obstetrics and Gynaecology* **112**(3): 346-354.

Harlow, B. L. and Signorello, L. B. (2000). Factors associated with early menopause. *Maturitas* **35**(1): 3-9.

Hawkes, K., O'Connell, J. F., et al.. (1998). Grandmothering, menopause, and the evolution of human life histories. *Proceedings of the National Academy of Sciences U S A* **95**(3): 1336-1339.

Hill, K. and Kaplan, H. (1999). Life history traits in humans: theory and empirical studies. *Annual Review of Anthropology* **28**: 397-430.

Hill, K. R. (1993). Life History and Evolutionary Anthropology. *Evolutionary Anthropology* **2** (3): 78-88.

Hill, K. R. and Hurtado, A. M. (1996). *Ache Life History: The Ecology and Demography of a Foraging People*. New York, Aldine de Gruyter.

Holden, C. J., Sear, R. and Mace, R (2003) Matriliny as daughter-biased investment.*Evolution and Human Behavior* **24**: 99-112

Hu, G. X., Lian, Q. Q., et al.. (2008). Rapid mechanisms of glucocorticoid signaling in the Leydig cell. *Steroids* **73**(9-10): 1018-1024.

Iversen, A., Thune, I., et al.. (2012). Genetic polymorphism CYP17 rs2486758 and metabolic risk factors predict daily salivary 17beta-estradiol concentration in healthy premenopausal Norwegian women. The EBBA-I study. *Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism* **97**(5): E852-857.

Jasienska, G. (2008). Determinants of variation in human female ovarian function: genetic polymorphism, developmental conditions and adult lifestyle. *American Journal of Physical Anthropology **137** Supplement 47:* 124-124.

Jasienska, G. and Ellison, P. T. (1998). Physical work causes suppression of ovarian function in women. *Proceedings. Biological Sciences* **265**(1408): 1847-1851.

Jasienska, G. and Ellison, P. T. (2004). Energetic Factors and Seasonal Changes in Ovarian Function in Women from Rural Poland. *American Journal of Human Biology* **16**: 563-580.

Jasienska, G. and Jasienski, M. (2008). Interpopulation, Interindividual, Intercycle, and Intracycle Natural Variation in Progesterone Levels: A Quantitative Assessment and Implications for Population Studies. *American Journal of Human Biology* **20**(35-42).

Jasienska, G., Kapiszewska, M., et al.. (2006). CYP17 genotypes differ in salivary 17-beta estradiol levels: a study based on hormonal profiles from entire menstrual cycles. *Cancer Epidemiol Biomarkers Prev* **15**(11): 2131-2135.

Jasienska, G., Thune, I., et al.. (2006). Fatness at birth predicts adult susceptibility to ovarian suppression: an empirical test of the Predictive Adaptive Response hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences U S A* **103**(34): 12759-12762.

Jasienska, G., Ziomkiewicz, A., et al.. (2006). High ponderal index at birth predicts high estradiol levels in adult women. *American Journal of Human Biology* **18**(1): 133-140.

Kidd, S. A., Eskenazi, B., et al.. (2001). Effects of male age on semen quality and fertility: a review of the literature. *Fertility and Sterility* **75**(2): 237-248.

Kirk, K. M., Blomberg, S. P., et al.. (2001). Natural selection and quantitative genetics of life-history traits in Western women: a twin study. *Evolution* **55**(2): 423-435.

Kok, H. S., Onland-Moret, N. C., et al.. (2005). No association of estrogen receptor alpha and cytochrome P450c17alpha polymorphisms with age at menopause in a Dutch cohort. *Human Reproduction* **20**(2): 536-542.

Kuh, D. and Hardy, R., Eds. (2002). *A Life Course Approach to Women's Health*. Oxford, UK, Oxford University Press.

Kuzawa, C. W. (1998). Adipose tissue in human infancy and childhood: an evolutionary perspective. *American Journal of Physical Anthropology* **S27**: 177-209.

Lahdenpera, M., Lummaa, V., et al.. (2004). Menopause: why does fertility end before life? *Climacteric* **7**(4): 327-331; discussion 331-322.

Lipson, S. F. and Ellison, P. T. (1992). Normative Study of Age Variation in Salivary Progesterone Profiles. *Journal of Biosocial Sciences* **24**: 233-244.

Loto, O. M. and Awowole, I. (2012). Tuberculosis in pregnancy: a review. *J Pregnancy* **2012**: 379271.

Lummaa, V. (2010). The costs of reproduction. *Homo Novus - A Human without Illusions.* U. J. Frey, C. Störmer and K. P. Willführ, Springer.

MacDonald, A. A., Herbison, G. P., et al.. (2010). The impact of body mass index on semen parameters and reproductive hormones in human males: a systematic review with meta-analysis. *Human Reproduction Update* **16**(3): 293-311.

Mace, R. (2000). Evolutionary ecology of human life history. *Animal Behaviour* **59**(1): 1-10.

Madrigal, L. and Melendez-Obando, M. (2008) Grandmothers' longevity negatively affects daughters' fertility. American Journal of Physical Anthropology **136**(2): 223–229

Magid, K. S. (2011). Reproductive ecology and life history of human males: a migrant study of Bangladeshi men. *Anthropology*. London, University College London. Doctoral dissertation.

Mazur, A. and Booth, A. (1998). Testosterone and dominance in men. *Behavioral Brain Sciences* **21**(3): 353-363; discussion 363-397.

McDade, T. W., Williams, S., et al.. (2007). What a drop can do: dried blood spots as a minimally invasive method for integrating biomarkers into population-based research. *Demography* **44**(4): 899-925.

Melby, M. K., Lock, M., et al.. (2005). Culture and symptom reporting at menopause. *Human Reproduction Update* **11**(5): 495-512.

Menezes, E. V., Yakoob, M. Y., et al.. (2009). Reducing stillbirths: prevention and management of medical disorders and infections during pregnancy. *BMC Pregnancy Childbirth* **9 Suppl 1**: S4.

Mishra, G., Hardy, R., et al.. (2007). Are the effects of risk factors for timing of menopause modified by age? Results from a British birth cohort study. *Menopause* **14**(4): 717-724.

Mishra, G. D., Cooper, R., et al.. (2009). Early life circumstances and their impact on menarche and menopause. *Womens Health (Lond Engl)***5**(2): 175-190.

Moisan, J., Meyer, F., et al.. (1991). Leisure physical activity and age at menarche. *Medical Science Sports Exercise* **23**(10): 1170-1175.

Moore, L. G., Charles, S. M., et al.. (2011). Humans at high altitude: hypoxia and fetal growth. *Respiratory Physiology and Neurobiology* **178**(1): 181-190.

Morabia, A. and Costanza, M. C. (1998). International variability in ages at menarche, first livebirth, and menopause. World Health Organization Collaborative Study of Neoplasia and Steroid Contraceptives. *American Journal of Epidemiology* **148**(12): 1195-1205.

Morris, D. H., Jones, M. E., et al.. (2011). Familial concordance for age at menarche: analyses from the Breakthrough Generations Study. *Paediatric and Perinatal Epidemiology* **25**: 306-311.

Morris, F. L., Payne, W. R., et al.. (1999). Prospective decrease in progesterone concentrations in female lightweight rowers during the competition season compared with the off season: a controlled study examining weight loss and intensive exercise. *British Journal of Sports Medicine* **33**(6): 417-422.

Muehlenbein, M. P. and Bribiescas, R. G. (2005). Testosterone-Mediated Immune Functions and Male Life Histories. *American Journal of Human Biology***17**: 527-558.

Muehlenbein, M. P. and Bribiescas, R. G. (2010). Male Reproduction: Physiology, Behavior, and Ecology. *Human Evolutionary Biology*. M. P. Muehlenbein. Cambridge, UK, Cambridge University Press**:** 351-375.

Muehlenbein, M. P., Hirschtick, J. L., et al.. (2010). Toward quantifying the usage costs of human immunity: Altered metabolic rates and hormone levels during acute immune activation in men. *American Journal of Human Biology* **22**(4): 546-556.

Nepomnaschy, P. A., Welch, K. B., et al.. (2006). Cortisol levels and very early pregnancy loss in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **103**(10): 3938-3942.

Nuñez-De La Mora, A., Bentley, G. R., et al.. (2008). The impact of developmental conditions on adult salivary estradiol levels: why this differs from progesterone? *American Journal of Human Biology* **20**(1): 2-14.

Nuñez-de la Mora, A., Chatterton, R. T., et al.. (2007). Childhood conditions influence adult progesterone levels. *PLoS Medicine* **4**(5): e167-e190.

O'Connor, K. A., Brindle, E., et al.. (2003). Urinary estrone conjugate and pregnanediol 3-glucuronide enzyme immunoassays for population research. *Clinical Chemistry* **49**(7): 1139-1148.

Ong, K. K., Bann, D., et al.. (2012). Timing of voice breaking in males associated with growth and weight gain across the life course. *Journal of Clinical Endocrinology andMetabolism* **97**(8): 2844-2852.

Opstad, P. K. (1992). Androgenic hormones during prolonged physical stress, sleep, and energy deficiency. *Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism* **74**(5): 1176-1183.

Panter-Brick, C. (1993). Seasonality of energy expenditure during pregnancy and lactation for rural Nepali women. *American Journal of Clinical Nutrition* **57**(5): 620-628.

Panter-Brick, C., Todd, A., et al.. (1996). Growth status of homeless Nepali boys: do they differ from rural and urban controls? *Social Science and Medicine* **43**(4): 441-451.

Parent, A. S., Teilmann, G., et al.. (2003). The timing of normal puberty and the age limits of sexual precocity: Variations around the world, secular trends, and changes after migration *Endocrine Reviews* **24**: 668-693.

Parente, R. C., Faerstein, E., et al.. (2008). The relationship between smoking and age at the menopause: A systematic review. *Maturitas* **61**(4): 287-298.

Peacock, J. L., Bland, J. M., et al.. (1995). Preterm delivery: effects of socioeconomic factors, psychological stress, smoking, alcohol, and caffeine *British Medical Jounal* **311**: 531-535.

Peacock, N. R. (1991). Rethinking the Sexual Division of Labor: Reproduction and Women's Work among the Efe. *Gender at the Crossroads of Knowledge: Feminist Anthropology in the Postmodern Era*. N. R. Peacock. Berkeley, University of California press**:** 339-360.

Peccei, J. S. (1995). A hypothesis for the origin and evolution of menopause. *Maturitas* **21**(2): 83-89.

Peccei, J. S. (2001). A critique of the grandmother hypotheses: old and new. *American Journal of Human Biology* **13**(4): 434-452.

Piglucci, M. (1998) Developmental phenotypic plasticity: where internal programming meets the environment. Current Opinion in Plant Biology 1: 87-91

Pike, I. L. (2001). The evolutionary and ecological context of human pregnancy. *Reproductive Ecology and Human Evolution*. P. T. Ellison. New Brunswick, Aldine Transactions**:** 39-58.

Pike, I. L. (2005). Maternal stress and fetal responses: Evolutionary perspectives on preterm delivery. *American Journal of Human Biology* **17**(1): 55-65.

Pirke, K. M., Wurmser, H., et al.. (1999). Early pubertal development and overweight in girls. *Annals of the New York Academy of Sciences* **892**: 327-329.

Portmann, A. (1969). Biologische Fragmente zu einer Lehre vom Menschen [A Zoologist Looks at Humankind] (Schwabe, Basel, Germany); trans Schaefer J (1990) (Columbia University Press, New York).

Pozo J, Argente J. (2002) Delayed puberty in chronic illness. Best Pract Res Clin Endocrinol Metab. 16(1):73-90.

Prebeg, Z. and Bralic, I. (2000). Changes in menarcheal age in girls exposed to war conditions. *American Journal of Human Biology* **12**(4): 503-508.

Prentice, A. M., Cole, T. J., et al.. (1987). Increased birthweight after prenatal dietary supplementationof rural African women. *American Journal of Clinical Nutrition* **46**: 912-925.

Prentice, A. M. and Goldberg, G. R. (2000). Energy adaptations in human pregnancy: limits and long-term consequences. *American Journal of Clinical Nutrition* **71**(Supl): S1226-1232.

Prentice, A. M. and Prentice, A. (1988). Energy costs of lactation. *Annual Review of Nutrition* **8**: 63-79.

Rayco-Solon, P., Fulford, A. J., et al.. (2005). Maternal preconceptional weight and gestational length. *American Journal of Obstetrics and Gynecology* **192**(4): 1133-1136.

Rey, R. A., Musse, M., et al.. (2009). Ontogeny of the androgen receptor expression in the fetal and postnatal testis: its relevance on Sertoli cell maturation and the onset of adult spermatogenesis. *Microscopy Research Techniques* **72**(11): 787-795.

Roshni, R. P., Steer, P., et al.. (2004). Does gestation vary by ethnic group? A London-based study of over 122 000 pregnancies with spontaneous onset of labour *International Journal of Epidemiol*ogy **33**(1): 107-113.

Salvante, K. G., Brindle, E., et al.. (2012). Validation of a new multiplex assay against individual immunoassays for the quantification of reproductive, stress, and energetic metabolism biomarkers in urine specimens. *American Journal of Human Biology* **24**(1): 81-86.

Schantz-Dunn, J. and Nour, N. M. (2009). Malaria and pregnancy: a global health perspective. *Reviews in Obstetrics and Gynecology* **2**(3): 186-192.

Schliep, K. C., Schisterman, E. F., et al.. (2013). Energy-containing beverages: reproductive hormones and ovarian function in the BioCycle Study. *American Journal of Clinical Nutrition* **97**(3): 621-630.

Scholl, T., Hediger, M., et al.. (1995). Maternal growth during adolescent pregnancy. *Journal of the American Medical Association* **274**(1): 26-27.

Scholl, T., Hediger, M., et al.. (1994). Maternal growth during pregnancy and the competition for nutrients. *American Journal of Clinical Nutrition* **60**: 183-188.

Schweiger, U., Laessle, R., et al.. (1987). Diet-induced menstrual irregularities: effects of age and weight loss. *Fertility and Sterility* **48**(5): 746-751.

Sellen, D. W. (2001). Comparison of infant feeding patterns reported for nonindustrial populations with current recommendations. *Journal of Nutrition* **131**(2707-2715).

Sellen, D. W. (2007). Evolution of infant and young child feeding: implications for contemporary public health. *Annual Review of Nutrition* **27**(123-148).

Shanley, D. P., Sear, R., et al.. (2007). Testing evolutionary theories of menopause. *Proceedings. Biological Sciences***274**(1628): 2943-2949.

Shiono, P. H., Klebanoff, M. A., et al.. (1986). Smoking and drinking during pregnancy. Their effects on preterm birth. *Journal of the American Medical Association* **255**(1): 82-84.

Sievert, L. L. (2006). *Menopause: A biocultural perspective*. New Brunswick, Rutgers University Press.

Sowers, M. R. and La Pietra, M. T. (1995). Menopause: its epidemiology and potential association with chronic diseases. *Epidemiological Reviews***1 7**(2): 287-302.

Stearns, S. C. (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford, Oxford University Press.

Stearns, S. C., Byars, S. G., et al.. (2010). Measuring selection in contemporary human populations. *Nature Reviews Genetics* **11**(9): 611-622.

Stearns, S. C., Nesse, R. M., et al.. (2010). Evolution in health and medicine Sackler colloquium: Evolutionary perspectives on health and medicine. *Proceedings of the National Academy of Sciences U S A* **107 Suppl 1**: 1691-1695.

Te Velde, E. R., Dorland, M., et al.. (1998). Age at menopause as a marker of reproductive ageing. *Maturitas* **30**(2): 119-125.

Torgerson, D. J., Thomas, R. E., et al.. (1997). Alcohol consumption and age of maternal menopause are associated with menopause onset. *Maturitas* **26**(1): 21-25.

Tracer, D. P. (1991). Fertility-Related Changes in Maternal Body Composition Among the Au of Papua New Guinea. *American Journal of Physical Anthropology* **85**: 393-405.

Utian, W. H. (1999). The International Menopause Society menopause-related terminology definitions. *Climacteric* **2**(4): 284-286.

Valeggia, C. (2007). Taking the lab to the field: Minimally invasive techniques for monitoring reproductive hormones in population-scale research. *Population Development Review* **33**(3): 525-542.

Valeggia, C. and Ellison, P. T. (2009). Interactions between metabolic and reproductive functions in the resumption of postpartum fecundity. *American Journal of Human Biology* **21**(4): 559-566.

Valeggia, C., Elwarch, C. L., and Ellison, P.T. (2009) Testosterone, aging, and seasonality among Toba men of northern Argentina. *American Journal of Physical Anthropology Suppl. 48:259.*

Vihko, R. and Apter, D. (1984). Endocrine characteristics of adolescent menstrual cycles: impact of early menarche. *Journal of Steroid Biochemistry* **20**(1): 231-236.

Vitzthum, V. J., Bentley, G. R., et al.. (2002). Salivary progesterone levels and rate of ovulation are significantly lower in poorer than in better-off urban-dwelling Bolivian women. *Human Reproduction* **17**(7): 1906-1913.

Vitzthum, V. J., Spielvogel, H., et al.. (2000). Menstrual patterns and fecundity among non-lactating and lactating cycling women in rural highland Bolivia: implications for contraceptive choice. *Contraception* **62**(4): 181-187.

Vitzthum, V. J., Spielvogel, H., et al.. (2004). Interpopulational differences in progesterone levels during conception and implantation in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences U S A* **101**(6): 1443-1448.

Vitzthum, V. J., Thornburg, J., et al.. (2009). Seasonal modulation of reproductive effort during early pregnancy in humans. *American Journal of Human Biology* **21**(4): 548-558.

Wallace, J. M., Aitken, R. P., et al.. (2004). Nutritionally mediated placental growth restriction in the growing adolescent: consequences for the fetus. *Biology of Reproduction* **71**(4): 1055-1062.

Wallis, M. C., Waters, P. D., et al.. (2008). Sex determination in mammals--before and after the evolution of SRY. *Cellular and Molecular Life Sciences* **65**(20): 3182-3195.

Wasser, S. K. and Barash, D. P. (1983). Reproductive suppression among female mammals: implications for biomedicine and sexual selection theory. *Quarterly Review of Biology* **58**(4): 513-538.

Wierson, M., Long, P. J., et al.. (1993). Toward a new understanding of early menarche: the role of environmental stress in pubertal timing. *Adolescence* **28**(112): 913-924.

Winkvist, A., Rasmussen, K. M., et al.. (1992). A new definition of maternal depletion syndrome. *American Journal of Public Health* **82**(5): 691-694.

Wood, J. W. (1994). *Dynamics of Human Reproduction: Biology, Biometry, Demography.* New York, Aldine de Gruyter.

Worthman, C. M. and Kuzara, J. (2005). Life history and the early origins of health differentials. *American Journal of Human Biology* **17**(1): 95-112.

Wronka, I. and Pawlinska-Chmara, R. (2005). Menarcheal age and socio-economic factors in Poland *Annals of Human Biology* **32**(5): 630-638.

Xita, N. and Tsatsoulis, A. (2010). Genetic variants of sex hormone-binding globulin and their biological consequences. *Molecular and Cellular Endocrinology* **316**(1): 60-65.

Zemel, B., Worthman, C. M., et al.. (1993). Differences in endocrine status associated with urban-rural patterns of growth and maturation in Bundi (Gende-speaking) adolescents of Papua New Guinea *Urban Ecology and Health in the Third World*. L. M. Schell, M. T. Smith and A. Bilsborough. Cambridge, Cambridge University Press**:** 39-60.

Capítulo 8. Osteología Antropológica. Conociendo la biología esquelética desde la Antropología.

Patricia Olga Hernández Espinoza[1]

[1] Centro INAH Sonora. México. olga_hernandez@inah.gob.mx

1. Introducción.

La osteología antropológica estudia la variabilidad física de las poblaciones humanas extintas y sus causas, basándose en los restos esqueléticos de los individuos que conformaron dichas sociedades. Entre sus planteamientos está averiguar acerca de sus principales características físicas, las condiciones de vida de esas poblaciones y la manera en que su esqueleto fue influido y, en su caso, alterado por las acciones del ambiente físico-biológico, ya sea debido a la actividad física desarrollada o a los patrones socioculturales predominantes en cada etapa de su proceso evolutivo.

Su relación con otras disciplinas antropológicas como la arqueología, la etnohistoria, la historia y la lingüística, provee del marco cultural para explicar e interpretar las modificaciones visibles en los huesos; en tanto que su relación con las ciencias de la salud como la medicina, la odontología, la genética, entre otras, ha incorporado nuevos marcos metodológicos para poder explicar las condiciones de salud en el pasado; la física y la bioquímica han intervenido últimamente al aportar tecnologías que la identificación de ADN antiguo, paleodieta y obtención de fechados; la demografía y sus técnicas ha incorporado nuevos procedimientos para reconstruir los perfiles de mortalidad y explicar la evolución demográfica de las poblaciones antiguas, y recientemente la medicina forense se ha aliado con la antropología para afinar las técnicas de la identificación individual.

Los restos óseos y los dientes, son testigos biológicos y culturales de la presencia de una población, son elementos únicos que testifican la existencia de los seres humanos que nos precedieron en el tiempo, y no debemos perder de vista que alguna vez fueron hombres y mujeres que nacieron, tuvieron una historia de vida, que se reprodujeron y murieron, y el estudio de sus restos debe hacerse con el entendimiento que ya no son huesos, no son sólo esqueletos y dientes,

representan a los individuos que forman parte de una población que ya no existe.

El objetivo de este capítulo es presentar la forma en que el antropólogo físico responde a algunas preguntas fundamentales sobre la persona cuyo esqueleto y dentadura analiza; esto es, a partir de un estudio inteligente y acucioso, mediante un entrenamiento básico, y usando las técnicas y los métodos de análisis adecuados, lograr obtener de esos huesos historias de vida. Por ejemplo, el antropólogo físico entrenado en técnicas osteológicas es el especialista que puede saber si los restos óseos pertenecen a un hombre o a una mujer, la edad que tenía al morir, su estatura y principales rasgos físicos y grupo biológico de pertenencia; un ejemplo de cómo la osteología responde a estas preguntas lo puedes consultar en el trabajo de Hubbe y colaboradores (2011) sobre la población prehistórica del desierto de Atacama, o también el trabajo de José Vicente Rodríguez (2011) sobre los antiguos Chibchas de Colombia. Los estudios de salud en poblaciones antiguas tratan de responder preguntas como ¿qué enfermedades padecieron y que dejaron huella en sus huesos y dientes?, ¿cuál era su estado general de salud y nutrición? El trabajo de Tania Delabarde (2010) responde de una manera clara y sencilla a estas preguntas relacionadas con la salud de los antiguos pobladores de Ecuador. La reconstrucción de los perfiles de mortalidad, de la composición de una población, se lleva a cabo también a partir de la metodología osteológica auxiliada por principios básicos de demografía ¿mueren más los hombres o las mujeres? ¿Cuál es la esperanza de vida al nacimiento? ¿Cuál es la proporción hombre/mujer? son algunas preguntas importantes para entender la dinámica demográfica de las poblaciones del pasado; el trabajo de Merlo y colaboradores (2005) puede ilustrar ampliamente este tema. Las modificaciones de tipo cultural que podemos apreciar en algunos esqueletos, tales como la modificación cefálica intencional y el limado dental, es otro tema por demás interesante para el estudioso de las poblaciones antiguas. Estas prácticas culturales que modificaban alguna parte del cuerpo o los dientes están presentes tanto en Mesoamérica como en América del Sur, con variantes de carácter regional; existen dos obras clásicas generales, para el caso mesoamericano la obra de Javier Romero (1958) y para América del Sur la obra de Pedro Weiss (1958), hoy por hoy las mejores obras generales de consulta sobre el tema.

Desde luego, es importante dilucidar por qué y cómo ocurrieron tales eventos, pues se trata de devolver al hueso esa parte activa de la función y vida que una vez tuvo.

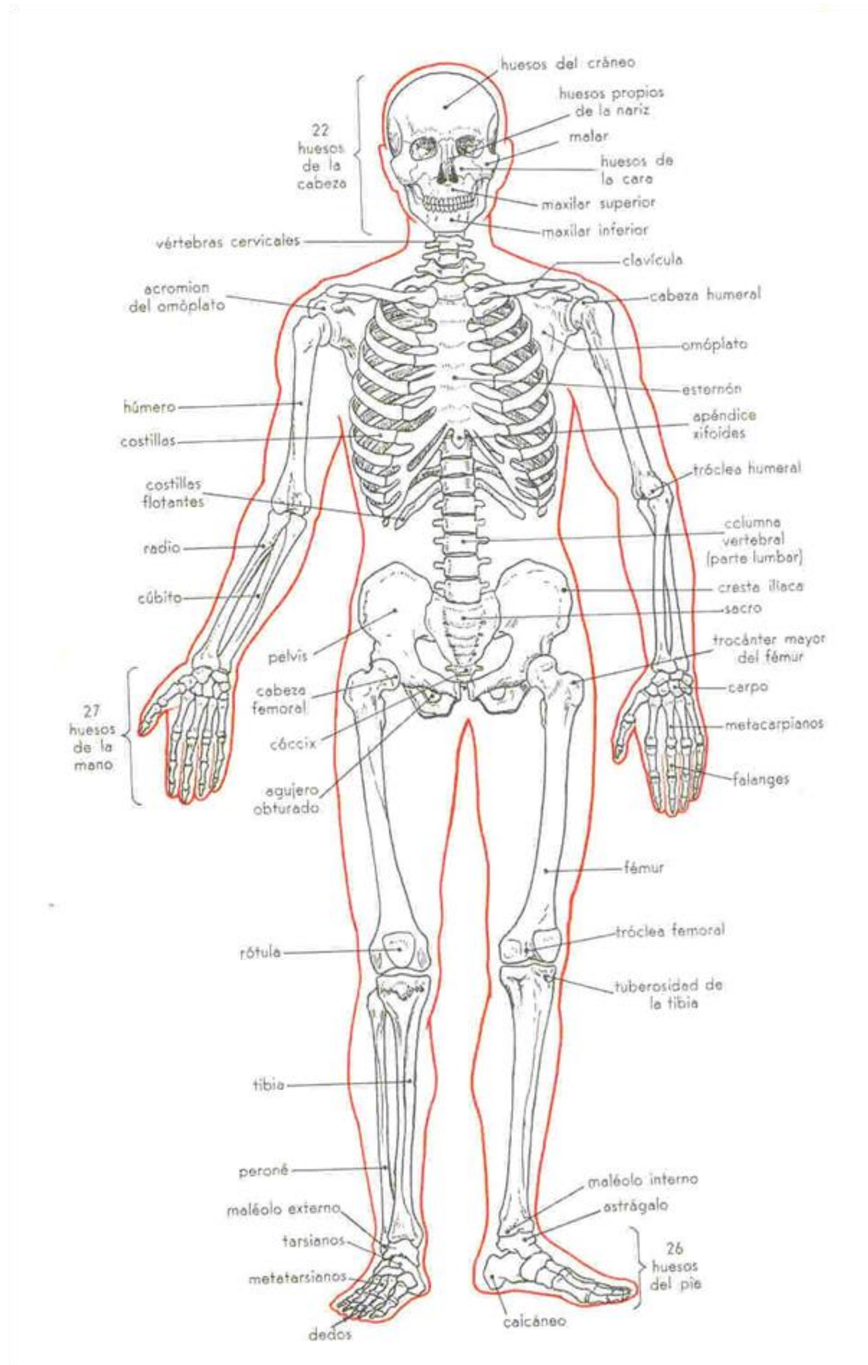
2. CONOCIENDO EL ESQUELETO HUMANO

En el ser humano, el esqueleto de un individuo adulto consta de 206 huesos. Los huesos, al articularse entre sí, forman el esqueleto al que para su estudio dividimos en: a) el esqueleto axial, y b) el esqueleto apendicular (Figura 1). El esqueleto axial está compuesto por los huesos que se ubican alrededor del axis, o sea alrededor del eje longitudinal del cuerpo y son los huesos del cráneo cerebral y facial, la columna vertebral, las costillas, el esternón y el hueso hioides.

El esqueleto apendicular, consiste en los huesos de las extremidades superiores e inferiores; además de los huesos que conectan las extremidades con el esqueleto axial que son la cintura escapular (clavículas y omóplatos) y la cintura pélvica (ilíacos y sacro). Los huesos difieren en forma: tenemos huesos largos y tubulares, como el fémur, la tibia, el peroné, el húmero, el cúbito y el radio; planos, como el omóplato; cortos y esponjosos como el calcáneo y las vértebras. Presentan una dirección absoluta que es la que cada hueso lleva de por sí, considerado aisladamente, y en cualquier situación. Desde este punto de vista tenemos los huesos rectilíneos como el peroné; curvilíneos en arco como las costillas torcidos en S itálica, como la clavícula; retorcidos sobre su eje como el húmero, entre otros y también, tienen una dirección relativa, que es la que cada hueso tiene colocado en su sitio correspondiente en el esqueleto y en el individuo en posición vertical o posición anatómica, que equivaldría a poner el esqueleto extendido sobre una superficie, y con la cara anterior de los huesos hacia arriba. La descripción y características de cada elemento óseo las podrás encontrar en cualquier libro de anatomía humana. Recomiendo el de Tortora y Derrickson (2007) por la amplitud en el desarrollo de los distintos capítulos.

Los órganos dentales también son de interés para el estudio de las poblaciones antiguas. La identificación del tipo de dentición, decidual o permanente, permite obtener información sobre el estadio de desarrollo de un individuo y así adicionar elementos a los criterios de estimación de la edad a la muerte. Las características morfológicas de dientes y molares también proporcionan información sobre el grupo biológico de pertenencia y permite establecer posibles relaciones al interior del grupo y fuera de él, consecuencia de los movimientos poblacionales en el pasado. Por ejemplo los dientes en "pala" es un atributo específico del tronco amerindio y su presencia en restos óseos prehispánicos es común para el caso de México, y alguna forma de constatar la no mezcla con españoles. Recomiendo revisar los trabajos de Carlos David Rodríguez (2005) y el de Andrea Cucina (2011) para ampliar algunos aspectos de este tema, aunque existe en este libro un capítulo específico sobre Antropología Dental.

Figura 1: El esqueleto humano (http://anatomiadeloshuesos.galeon.com/).



3. LA CARACTERIZACIÓN DE LAS POBLACIONES

En un estudio osteológico es necesario realizar un análisis individualizado de cada esqueleto para conocer el sexo, la edad a la muerte, la filiación biológica y la estatura; estos datos al someterse al análisis poblacional permiten caracterizar físicamente a la población bajo estudio.

a. LA IDENTIFICACIÓN DEL SEXO.

i. EN MENORES DE QUINCE AÑOS O SUBADULTOS

Por lo general en los trabajos osteológicos los esqueletos de recién nacidos y de infantes sólo eran considerados para obtener la edad a la muerte y las patologías presentes en sus huesos, pero ante la necesidad de interpretar conjuntos mortuorios y ofrendas integradas por esqueletos de infantes, así como conocer las diferencias por sexo en patrones de mortalidad (Hernández y Márquez 2010 y el de Román y Torreblanco 1998), se han desarrollado múltiples propuestas, desde distintas perspectivas, utilizando tanto técnicas morfométricas como estadísticas, complementando los hallazgos con la confirmación por medio de análisis de ADN nuclear, del sexo de los individuos. Para abundar, el lector puede revisar a Hernández y Peña (2010).

ii. EN ESQUELETOS DE ADULTOS

Las técnicas para la identificación del sexo en adultos se basan en la observación de las características morfológicas propias de cada sexo y que son más identificables en el cráneo y en los huesos ilíacos; han sido diversas las propuestas publicadas sobre este tema (ver Tabla 1).

b. LA ESTIMACIÓN DE LA EDAD A LA MUERTE

En los estudios osteológicos, la estimación de la edad es otro de los datos importantes, que forma parte del proceso de identificación humana. Las técnicas para estimar este parámetro difieren al aplicarse a individuos subadultos y a los adultos.

Tabla 1: Generalidades del dimorfismo sexual en cráneo, sacro e ilíaco. Fuente: elaboración propia.

Característica:	Hombre	Mujer
En Cráneo:		
Dimensiones generales del cráneo	Grande y Robusto	Pequeño y grácil
Frontal	Ligeramente inclinado hacia atrás	Abombado
Apífisis mastoides	Grandes y robustas	Pequeñas y gráciles
Agujero occipital	Grande y ancho	Pequeño y angosto
Líneas nucales (occipitales)	Desarrolladas y con inserciones musculares marcadas	Poco desarrolladas y con inserciones musculares poco marcadas
Torus supraorbitario	Presente	Ausente
	Redondeado	Cortante
Borde las órbitas		
Órbitas	Cuadradas	Redondas
Paladar	Ancho y profundo	Angosto y poco profundo
Mandíbula	Robusta con mentón cuadrado	Grácil con mentón redondeado
Ángulo mandibular	Casi 90º	Entre 100º y 120º
Eversión del gonion	Presente	Ausente
En Cintura Pélvica:		
Sacro	Angosto, largo y casi sin curvatura	Ancho, corto y con curvatura
Escotadura ciática mayor del ilíaco	≤ 90º	>90º
Arco subpúbico	Alto y angosto	Bajo y ancho
Forma de la cavidad pélvica	Angosta y ovoide	Ancha y redonda

i. EN MENORES DE QUINCE AÑOS O SUBADULTOS

El procedimiento para estimar la edad en esqueletos de subadultos es menos complejo, porque lo que se identifica es el grado de madurez alcanzado por el individuo al momento de la muerte. Uno de los procedimientos más utilizados es la identificación del grado de erupción o brote de la dentición decidual, de acuerdo al esquema diseñado por Ubelaker (1989) basado en el estudio de dicho proceso en varias series testigo de individuos de filiación Asiática.



Figura 2: Izquierda: superficie articular de una mujer en edad avanzada (Colección Palenque 1993, fotografía Hernández Márquez); derecha: superficie auricular de un hombre de 70 años (serie testigo colección Terry para ilustrar los cambios por la edad en esta articulación según la propueta de Meindl et al. 1985, cortesía Dr. Richard Meindl).

ii. EN ADULTOS

Para el caso de los adultos, la estimación de la edad a la muerte es difícil en aquellos individuos mayores de 30 años, pues los cambios en el esqueleto son mínimos y no se hacen visibles; en realidad lo que se evalúa es el grado de desgaste presente en la columna vertebral y en las grandes articulaciones, como la coxo-femoral, la sacro-ilíaca y la húmero-cubital (Figura 2). El análisis de estos procesos degenerativos, debe hacerse considerando el sexo, la intensidad de las lesiones y si estas se presentan de forma bilateral, ya que hay desgastes asociados con la actividad ocupacional que desarrolló en vida el individuo o con un estado patológico que impedirá la correcta apreciación de los cambios por edad. Dadas estas limitaciones, existen otras propuestas basadas en el grado de desgaste dental, no aplicables para el caso de las poblaciones con un modo de subsistencia cazador-recolector, ya que el desgaste dental provocado por los componentes de su dieta, ofrecen una falsa imagen sobre la edad de individuo, revisar los trabajos de Rodríguez (2010) y de Tomasto (2009), así como el capítulo sobre Antropología Dental de este libro.

C. LA CARACTERIZACIÓN FÍSICA DE LAS POBLACIONES

Cuando se estudia material de procedencia arqueológica, deben observarse sus afinidades o diferencias morfológicas respecto a otros grupos del mismo periodo y diferente región, con el objetivo de percibir cambios en las características físicas generales o la pertenencia a un grupo poblacional diferente. Las observaciones se han hecho principalmente en el cráneo; las técnicas más utilizadas son la morfometría clásica y la morfología geométrica (Box 1).

Box 1. La morfometría clásica y la morfología geométrica.

a) La técnica osteométrica

Es parte de las técnicas de la morfometría clásica y una herramienta útil para conocer las características físicas de los individuos que conformaron las poblaciones del pasado, a partir de la reconstrucción de sus dimensiones esqueléticas. La técnica osteométrica se basa en la localización de puntos discretos (llamados puntos osteométricos), tanto en el cráneo y mandíbula como en el esqueleto postcraneal (ver Figura 6), a partir de los cuales se obtienen diámetros, para transformarlos en longitudes, anchuras y alturas. De la relación porcentual de dos medidas se obtiene índices de los que se obtiene una idea de la forma y tamaño del elemento óseo en cuestión, y por lo general tienen una clasificación, generalmente terciaria, con rango de variación por sexo. Esta técnica ha sido retomada por la antropología forense como auxiliar en el proceso de identificación humana. Existen manuales específicos sobre este tema como el Manual de Antropología Física de Juan Comas (1976), de Osteología Antropológica (Lagunas Rodríguez 2000; Lagunas Rodríguez y Hernández Espinoza 2000) y de antropología forense (Ramey Burns 2008; Reverte Coma 1999; Rodríguez Cuenca 2004).

b) La morfometría geométrica

Esta técnica revolucionó los estudios morfométricos a partir de cambios en la estimación de tamaño y forma de las estructuras analizadas. A diferencia de la morfometría clásica que estudia dichos cambios a través de análisis multivariados empleando medidas lineales entre puntos morfológicos, la morfometría geométrica analiza, a partir de desplazamientos en el plano o en el espacio, un conjunto de puntos discretos denominados landmarks (Figura 7). Los landmarks son puntos en el espacio en dos o tres dimensiones que se corresponden a la posición de un rasgo en particular de un objeto. Por ejemplo, en el estudio de formas biológicas los landmarks pueden ser definidos sobre estructuras concretas como huellas de inserción muscular, forámenes, suturas óseas, etc.

En Morfometría Geométrica un «landmark» corresponde a un punto del espacio que tiene un nombre (como por ejemplo los puntos cefalométricos u otros definidos por el operador) y coordenadas cartesianas (x, y) en formas bidimensionales, y (x, y, z) en tridimensionales, que son las que describen su posición en el espacio. En Morfometría Geométrica los conjuntos de coordenadas corresponden a los datos primarios que son luego sometidos a análisis (Toro Ibacache et al. 2010: 979).

Los métodos y técnicas de morfometría geométrica han sido empleados en diversos estudios en una amplia gama de disciplinas científicas, que abarcan la biología evolutiva, la geología, la medicina, la antropología forense, entre muchos otros. Se recomienda revisar los trabajos de Gómez Valdés et al. (2007), Martínez Abadías et al. (2006), Toro Ibacache et al. (2010) y Ruíz Albarrán (2012).

Los estudios de variación poblacional a partir del cráneo, basados en morfología craneal y craneofacial en poblaciones contemporáneas y prehistóricas es un área de intenso trabajo entre los colegas sudamericanos, quienes han desarrollado esta línea de investigación con resultados importantes para entender los diferentes aspectos que se relacionan con dicha variación. Algunos de los trabajos hechos en poblaciones de la Patagonia pueden ilustrar mejor sus avances y resultados (de Azevedo *et al.* 2012; Gordón *et al.* 2013; Sardi y Pucciarelli 2001).

4. Estimación de la estatura

Para obtener la estatura de un individuo a partir de restos óseos, se utiliza la longitud fisiológica de los huesos largos (húmero, cúbito, radio, fémur, tibia y peroné). Basándose en estudios de esqueletos de edad, sexo y talla conocidos, distintos investigadores han llegado a obtener ecuaciones de regresión útiles para estimar la estatura en diferentes poblaciones humanas (Comas, 1976:409-412; Genovés 1966). Genovés propuso la estimación de la estatura a partir de las longitudes del fémur y la tibia mediante la aplicación de coeficientes de regresión (1966:41).Posteriormente, Genovés amplió su propuesta, con ecuaciones de regresión para los distintos huesos largos del esqueleto, considerando la preservación diferencial de los esqueletos, principalmente de los prehispánicos. En 2004, Cisneros y Del Ángel corrigen estas ecuaciones porque tendían a sobreestimar la estatura calculada (ver Tabla 2).

Estudios recientes en muestras testigo de población mexicana contemporánea, han demostrado una relación directa entre la estatura y la longitud de los huesos largos proximales, como el húmero y el fémur, sin embargo recientemente se propone por estos mismo autores que hay diferencias por sexo, por lo que los elementos diagnósticos de la estatura en hombres son el húmero y el fémur, pero para las mujeres es la tibia. El procedimiento más acertado, para poblaciones amerindias resultó ser el propuesto por Genovés para el fémur y la tibia en la década de los sesenta del siglo pasado. Para mayor información consultar a (Menéndez Garmendia 2010; Menéndez Garmendia 2014; Menéndez Garmendia *et al.* 2014; Menéndez Garmendia *et al.* 2011)

Tabla 2: Coeficientes de regresión para la estimación de la estura a partir de huesos largos, Genovés (1966) corregidas por Del Ángel y Cisneros (2004).

Hombres	Estatura (cm) = 63.89 + 2.262 (fémur)
	Estatura (cm) = 91.26 + 1.958 (tibia)
	Estatura (cm) = 94.09 + 1.919 (peroné)
	Estatura (cm) = 83.52 + 2.505(húmero)
	Estatura (cm) = 94.80 + 2.615 (cúbito)
	Estatura (cm) = 98.22 + 2.668 (radio)
Mujeres	Estatura (cm) = 47.25 + 2.588 (fémur)
	Estatura (cm) = 61.29 + 2.720 (tibia)
	Estatura (cm) = 54.55 + 2.988 (peroné)
	Estatura (cm) = 32.35 + 4.160(húmero)
	Estatura (cm) = 58.72 + 3.991 (cúbito)
	Estatura (cm) = 66.88 + 3.926 (radio)

5. PRÁCTICAS MORTUORIAS Y SISTEMA DE ENTIERRO

El análisis de los contextos funerarios es una fuente de información invaluable para obtener datos sobre la organización social y estilos de vida de las sociedades antiguas.

El estudio del sistema de entierro implica el conocimiento de las características principales de los depósitos funerarios, entre ellas:

a. Si son directos o indirectos. Los directos son aquellos depósitos hechos en una excavación sencilla; mientras que los indirectos son los realizados dentro de construcciones hechas con fines o propósitos funerarios monumentales (fosa, tumba, mausoleo, sarcófagos de piedra) o en algún recipiente (olla, plato).

b. Si son primarios o secundarios. Los primeros muestran relación anatómica, mientras que los secundarios tienen evidencias de haber sido removidos o perturbados, quedando agrupados de manera irregular. Los osarios desde este punto de vista, son enterramientos secundarios.

c. Si fueron amortajados o no, para lo que se empleaban diversos materiales, como esteras o mantas, formando así el bulto o fardo funerario, que en muchos casos contenía también parte de la ofrenda u objetos de adornos que acompañaban al muerto.

d. Hay enterramientos de un solo individuo (individuales) o de varios (múltiples), o bien puede tratarse de inhumaciones simultáneas en un solo bulto funerario, o por separado, en un mismo lugar y al mismo nivel, lo que Duday (1997) denomina "depósitos primarios sucesivos".

Existen varias clasificaciones en relación a la posición dada a los cuerpos al momento de su entierro, sin embargo existe un consenso en describir el hallazgo tal cual está y evitar el uso de términos como supino, decúbito, ventral, dorsal, pues tienden a ser confusos. Para ampliar la información sugiero consultar la producción reciente sobre este tema, algunos ejemplos de contribuciones mexicanas son: (Hernández Espinoza *et al.* 2012; Lira López y Serrano Sánchez 2004; López Alonso *et al.* 2003; Núñez Enríquez y Granados Vázquez 2012; Serrano y Lagunas 2000).

6. Las prácticas culturales

La osteología cultural es la rama de la osteología antropológica que se ocupa del estudio de las modificaciones del esqueleto humano y los dientes, en su totalidad o en algunas de sus partes, por acciones humanas de tipo intencional obedeciendo a dictados de la cultura propia de cada grupo. No todas las modificaciones corporales dejan su huella en el esqueleto, por lo que en esta sección sólo abordaremos algunas de ellas.

a. Modificación cefálica intencional

La práctica de modificar intencionalmente el cráneo consiste en comprimir la cabeza de un individuo recién nacido, bien aplicando dos planos de compresión, uno anterior y otro posterior (tabulares) o bien la compresión es de forma circular (anulares). En el primer caso se obtenían formas de compresión antero-posterior, y normalmente con expansión lateral notable de los parietales en mayor o menor grado; y en el segundo, formas redondeadas con expansión o proyección superior (Romano Pacheco 1974; Tiesler Bloss 2002) (Figura 3).

Cada forma tiene variantes, mismas que fueron definidas por cada cultura, al igual que los significados atribuidos a esta práctica. Aunque son mayormente conocidos los casos de México y el Perú, por la extravagancia del modelado logrado, la modificación intencional del cráneo está presente en todo el territorio americano. Entre los trabajos actuales recomendamos consultar autores como Cocilovo (1995), Tiesler (2012), Martínez de León (2009), Yépez (2009), entre otros.

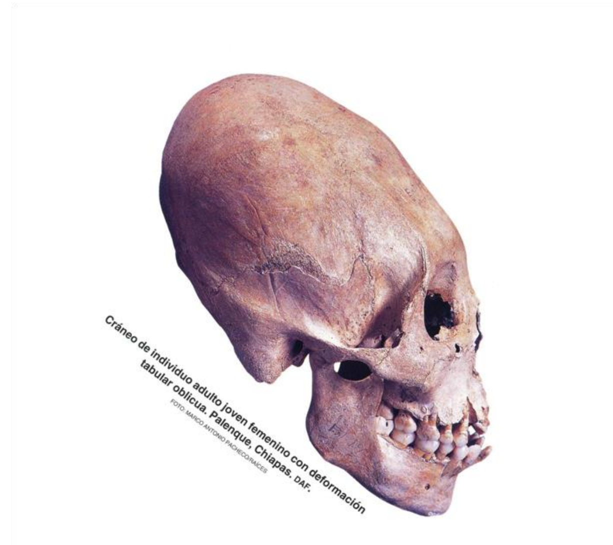


Figura 3: Cráneo con modificación intencional tabular oblicua (fotografía cortesía de Editorial Raíces / Arqueología Mexicana).

b. MODIFICACIONES DENTALES

En la literatura antropológica se describen dos tipos de modificaciones: el limado dental y la incrustación. El limado dental es la alteración o modificación intencional de la forma normal del diente, práctica que perduró durante la época prehispánica y que todavía pudieron observar los cronistas españoles como: Fray Benardino de Sahagún y Fray Diego de Landa en México y López de Atienia en Ecuador. La incrustación dentaria consistía en horadar la superficie del diente, para incrustar algún material como concha, jadeíta o pirita (Figura 4).

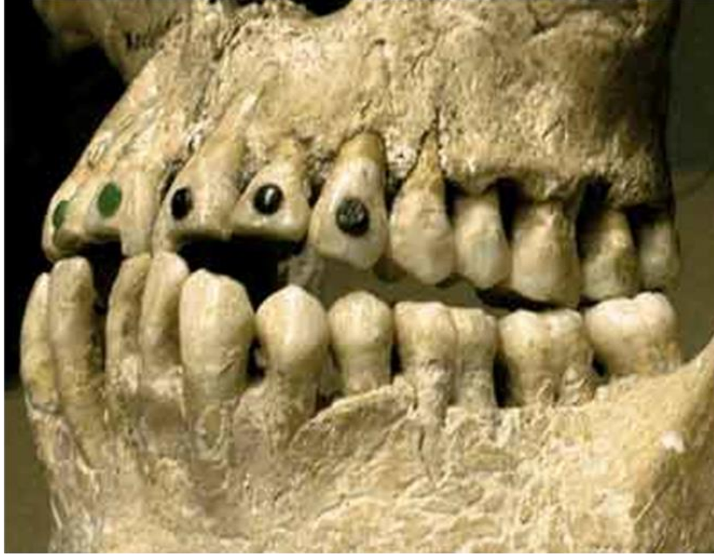


Figura 4: Incrustación dentaria en un individuo de sexo masculino procedente de Monte Albán, Oaxaca (Fotografía cortesía del Departamento de Medios Audiovisuales de la Escuela Nacional de Antropología e Historia / México).

c. TREPANACIÓN

La trepanación craneana consistía en practicar una horadación en el cráneo mediante distintas técnicas, que llevaban a la remoción de una parte de hueso (grande o pequeña) de la bóveda craneana. A la apertura resultante se le denomina orificio de trepanación (Romero Molina 1970).

Según Romero (1974), utilizaban dos técnicas para trepanar: por medio del raspado y la otra, utilizando un taladro, siendo la más antigua la primera, aunque podrían emplearse ambas en un mismo individuo. Parece ser que la del taladro es exclusiva de México. Weiss (1958: 548) por su parte menciona otras técnicas empleadas en Perú, como las que emplean cortes por aserrado o perforaciones logradas mediante el cavado del hueso que producían agujeros cilindro-cónicos y combinaciones de éstas con las dos básicas además del uso de las cauterizaciones. Algunas lecturas recomendadas son, Verano (1995), Verano y Lombardi (1999) y Tiesler (2006).

d. LA LESIÓN SUPRAINIANA

La lesión suprainiana es una depresión con adelgazamiento del hueso, que se localiza por arriba del inion y está delimitada en su parte inferior por la protuberancia occipital y las líneas curvas occipitales superiores externas; varía en cuanto a forma y magnitud; el espesor del hueso en esa región es de dos milímetros aproximadamente (Lagunas Rodríguez 1970).



Figura 5: Lesión suprainiana en un individuo con deformación tabular erecta (sitio Machomoncobe, Huatabampo, Sonora; fotografía P. Hernández).

Weiss (1981) y Lagunas (1970) indican que la lesión se realizaba aplicando la técnica del raspado, que podía ser desde un raspado ligero que interesaba la tabla externa del hueso, a veces hasta la perforación completa, asociada a prácticas quirúrgicas y rituales; pero hallazgos recientes de esqueletos con este hundimiento en la parte posterior del cráneo ponen sobre la mesa de discusión el carácter intencional de la lesión, y apuntan hacia una causalidad cultural: el nudo de las correas con que se sujetó el aparato deformador a la cabeza de individuo. La revisión microscópica de este hundimiento no revela ninguna acción mecánica para formarla, de ahí que se cuestione no su presencia sino su procedencia. La distribución de la lesión suprainiana no se concreta a la zona andina y mesoamericana, hay evidencia de su presencia en otras partes en Áridoamérica, como Sonora, Arizona, Nuevo México, Arkansas, California (Figura 5).

7. El sacrificio humano

El registro arqueológico da cuenta de la presencia del sacrificio humano en las sociedades antiguas americanas. Los más difundidos son los casos de las culturas maya y mexica en México, los muiscas de Colombia y los incas y los moches en el Perú (Graulich 2004; Rodríguez Cuenca 2011; Taipe Campos 2005; Tiesler Bloss y Cucina 2007). Las formas de sacrificar están en relación directa con los ritos particulares dedicados a cada deidad.

El hallazgo en diferentes contextos, de esqueletos de adultos y de niños, hombres y mujeres, con huellas de corte o algún traumatismo relacionado con la muerte del individuo, permiten confirmar o desechar las crónicas de los frailes que llegaron a América y presenciaron, o les fueron descritos por terceros. Los sacrificios en humanos y sus relatos tienden, en la mayoría de los casos, a ser exagerados. Por ejemplo, la práctica de descarnar, desmembrar y destazar intencionalmente el cuerpo de un individuo muerto es parte del ritual del sacrificio humano de los pueblos antiguos. El hallazgo de cráneos con la primera o dos primeras vértebras cervicales en posición anatómica indican una posible decapitación; la presencia de cortes en huesos largos, vértebras y mandíbulas, en los lugares de inserción muscular y tendinosa, así como de huellas de fracturas intencionales por medio de golpes en huesos largos y en el cráneo, y exposición al calor, tanto de tipo directo como indirecto, pueden ser indicios del canibalismo ritual, que era el complemento del ritual de sacrificio y del que no todos tomaban parte. Para ampliar la información consultar Pijoan Aguadé (1997; 1989; 1989).

8. PALEOPATOLOGÍA

Paleopatología es el término utilizado para definir aquellos estudios sobre las enfermedades que pueden ser detectadas a través de restos antiguos, ya se trate de cuerpos humanos momificados o de simples esqueletos. El interés por el estudio de las huellas de lesiones presentes en el esqueleto se remonta, en el caso de los países latinoamericanos, a los inicios del siglo XX, tratando de relacionar las enfermedades con las posibles forma de vida de la gente, sin embargo el análisis se hacía sólo al nivel individual, no al nivel de población. Posteriormente, hacia finales del siglo XX, ya bajo el enfoque poblacional, surgen distintos modelos teóricos que tratan de explicar el impacto de los procesos culturales de cambio en la salud de los grupos humanos. Las lesiones que con mayor frecuencia se registran en materiales arqueológicas son los procesos infecciosos, las lesiones osteoarticulares y los traumatismos.

Este es uno de los temas de investigación que más han apasionado a los antropólogos físicos por el enorme potencial interpretativo de las lesiones localizadas en los esqueletos y las condiciones de salud y nutrición de los grupos antiguos. La importancia del tema ha merecido un capítulo de este volumen.

9. Análisis bioquímicos en hueso

a. Estudios de paleodieta y paleonutrición

Los métodos químicos para la reconstrucción de la dieta en la prehistoria ofrecen el mayor potencial para analizar el comportamiento del cambio de alimentación en las poblaciones prehistóricas, porque proporcionan información más específica sobre el contenido de la dieta. Basado en el principio de que uno es lo que come, los métodos químicos se utilizan para determinar la composición química del hueso y puede relacionarse con el consumo de alimentos de distinta composición química (Schurr 1998). Este es el caso de los isótopos estables de estroncio/nitrógeno de proteína extraídos de los esqueletos humanos que se utilizan para identificar las prácticas alimentarias de los infantes en las poblaciones del pasado, incluyendo la calidad del agua con la que se preparaban dichos alimentos y su ingesta, como líquido vital para los humanos. El análisis de isótopos estables de nitrógeno y carbono presentes en el colágeno del hueso, es un procedimiento bien establecido para la reconstrucción de la dieta de las poblaciones prehistóricas y puede utilizarse también para reconstruir los patrones de lactancia materna y destete.

b. El ADN antiguo (aADN)

El estudio del ADN antiguo (aADN), como disciplina emergente permite estudiar la variabilidad genética de las poblaciones del pasado. El aADN ofrece la posibilidad de responder las grandes incógnitas sobre relaciones filogenéticas, antropológicas y culturales entre poblaciones humanas (Solórzano Navarro 2006: 30). A partir de las investigaciones de los patrones de variación en las diferentes regiones funcionales y no funcionales del ADN, ha sido posible inferir los cambios demográficos y el impacto de la selección que han determinado esta variabilidad en el genoma. Para ampliar la información sobre este tema consultar el capítulo específico en este mismo volumen.

10. Actividad Ocupacional

El estudio científico de las modificaciones óseas y dentales, producidas por la actividad ocupacional, ha tomado su lugar como un componente indispensable en los protocolos de investigación cuyo objetivo es la reconstrucción de los patrones de subsistencia de las poblaciones antiguas, de la actividad desarrollada en vida por los individuos y para aportar elementos de identificación individual cuando se emplea por la antropología forense.

La sustentación teórica la aporta la Ley de Transformación de Wolf, y se han propuesto diversos enfoques metodológicos con buenos resultados, como el de Medrano (1999) quien analizó una serie osteológica de chinamperos, en San Gregorio Atlapulco, México y la de Alfaro (2002) con sector de población del Hospital Real San José de Naturales en la ciudad de México, y después afinó su propuesta para un grupo cazadores recolector prehispánica de Baja California (Alfaro Castro 2008).

11. CONCLUSIÓN

En los párrafos anteriores se ha descrito, de manera somera y sencilla, lo que el estudio de los esqueletos humanos puede ofrecer para reconstruir la historia pasada de nuestra especie. Como habrá visto el lector, el potencial de este tipo de estudios es muy grande y la posibilidad de crear técnicas y metodologías nuevas son las que la imaginación humana permita. Lo que hay que tener siempre presente es que las poblaciones están conformados por individuos y esos individuos son una fuente potencial de información para el desarrollo y entendimiento informado de vidas, modos de vida y estilos de vida de los ancestros.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Azevedo, Soledad de, Pucciarelli Héctor M., Lanata José L., y González-José Rolando. 2012. Identificando señales de evolución no estocástica en la morfología craneofacial de poblaciones humanas modernas. Revista Argentina de Antropología Biológica 14(1):113-129.

Baker, Brenda J., Dupras Tosha L., y Tocheri Matthew W. 2005. The osteology of Infants and Childrens: Texas A&M University Press. 178 p.

Baker, Scott J., Gill George W., y Kieffer David A. 1990. Race and Sex Determination from the Intercondylar Notch of the Distal Femur. En: Gill, y Rhine, editors. Skeletal Attribution of Race. Albuquerque: Maxwell Museum of Anthropology. p 91-96.

Berrizbeitia, B. A. 1989. Sex determination with the head of the radius. Journal of Forensic Sciences 34:1206-1213.

Black, T. K. 1978. A new method for assessing the sex of fragmentary skeletal remains: femoral shaft circunference. American Journal of Physical Anthropology 48:227-231.

Bolsen, Jesper L., Milner George R., Konigsberg Lyle W., y Wood James W. 2002. Transition analysis: A new Method of Estimating Age from Skeletons. En: Hoppa, y Vaupel, editors. Paleodemography Age Distibutions from Skeletal Samples. Cambridge, Mass: Cambridge University Press. p 73-106.

Buikstra, Jane E., y Ubelaker Douglas H. 1994. Standards for data collection from human skeletal remains. Fayetteville: Arkansas Archaeological Survey.

Bullock, Meggan, Márquez Morfín Lourdes , Hernández Espinoza Patricia Olga, y Velasco Fernando. 2013. Paleodemographic Age-at-Death Distributions of Two Mexican Skeletal Collections: A Comparison of Transition Analysis and Traditional Aging Methods. American Journal of Physical Anthropology 152(1):67-78.

Carmona Macías, Renata. 2008. Evidencias de mutilación dentaria en una población contemporánea de Las Bocas, Panamá (Tesis de Maestría en Odontología). México: Universidad Latinoamericana, Facultad de Odontología.

Cerezo Román, Jésica Inés, y Hernández Espinoza Patricia Olga. 2014. Estimating Age-at-death Using the Sternal End of the Fourth Ribs from Mexican Males. Forensic Sciences International.

Cocilovo, José A. 1995. La deformación artificial del cráneo en la población prehistórica de San Pedro de Atacama, Chile. Chungara 27(2):Universidad de Tarapacá, Arica-Chile.

Cucina, Andrea, editor. 2011. Manual de Antropología Dental. Mérida, Yucatán: Universidad Autónoma de Yucatán.

De La Cruz Laina, Isabel, González Olivier Angélica, Kemp Brian M., Román Berrelleza Juan Alberto, Smith David Glenn, y Torre Blanco Alfonso. 2008. Sex Identification of Children Sacrificed to Ancient Aztec Raind Gods in Tlatelolco. Current Anthropology 49(3):519-526.

De La Cruz Laina, Isabel, Román Berrelleza Juan Alberto, González Olivier Angélica, y Torre Blanco Alfonso. 2006. La tecnología del ADN antiguo aplicada al estudio de los niños sacrificados en honor a Tláloc. In: López Luján, Carrasco, y Cue, editors. Arqueología e Historia del Centro

de México Homenaje a Eduardo Matos Moctezuma. México: Instituto Nacional de Antropología e Historia. p 433-444.

Del Ángel, Andrés, y Cisneros Héctor B. 2004. Technical Note: Modification of Regression Equations Used to Estimate Stature in Mesoamerican Skeletal Remains. American Journal of Physical Anthropology 125:264-265.

Del Castillo Chávez, Oana. 2000. Los restos óseos del Hospital Real de Indios de San José de los Naturales [Tesis de Maestría en Antropología Física]. México: Escuela Nacional de Antropología e Historia.

Delaborde, Tania. 2010. Salud, enfermedad y muerte en la población manteña de Japoto: las evidencias osteológicas y dentales. Bulletin de l'Institute Francais d'Études Andines 39(3):531-550.

Dembo, Adolfo, y Imbelloni Joaquín. 1938. Deformaciones intencionales del cuerpo Humano de Carácter Étnico. Buenos Aires.

Duday, Henri. 1997. Antropología biológica de "campo", tafonomía y arqueología de la muerte. En: Malvido, Pereira, y Tiesler Blos, editors. El cuerpo humano y su tratamiento mortuorio. México: Instituto Nacional de Antropología e Historia / Centro Francés de Estudios Mesoamericanos y Centroamericanos. p 91-126.

Ferembach, D., Scwidetzky I., y Stoukal M. 1979. Recomendations pour determiner l'àge et le sexe sur le esquelette. Societe de Antropologie de Paris:7-45.

Genovés, Santiago. 1959. Diferencias sexuales en el hueso coxal. México: Universidad Nacional Autónoma de México.

---. 1962. Introducción al diagnóstico de la edad y el sexo en restos óseos prehistóricos. México: Universidad Nacional Autónoma de México.

Gómez Valdés, Jorge Alfredo, Bautista Martínez Josefina, y Romano Pacheco Arturo. 2007. Morfometría geométrica aplicada al estudio de la deformación cefálica intencional. Estudios de Antropología Biológica XIII:117-134.

Gordón, Florencia, Béguelin Marien, Vazquez Romina C., Cobos Virginia A., Pucciarelli Héctor M., y Bernal Valeria. 2013. El hombre fósil de Mata Molle (Neuquén, Argentina): cronología y variación craneofacial en el contexto de las poblaciones de Patagonia y Sudamérica. Revista Argentina de Antropología Biológica 15(1):77-89.

Graulich, Michel. 2004. El sacrificio Humano en Mesoamérica. Arqueología Mexicana(68):18-23.

Harrison, G. A., Tanner J. M., Pilbeam D. R., y Baker P. T. 2000. Human Biology. An introduction to human evolution, variation, growth and adaptability. Oxford: Oxford University Press.

Hernández Espinoza, Patricia Olga. 2008. Informe osteológico de los sitios Pajones (2005) y Bajío, Zacatecas 2006-1. Proyecto Arqueológico Suchil -Chalchihuites: Instituto Nacional de antropología e Historia.

Hernández Espinoza, P. O. 2012. Los entierros de La Noria: esbozo bioarqueológico. En: Córdova Tello, Martínez Mora, y Hernández Espinoza, editores. Tamtoc Esbozo de una antigua sociedad urbana. México: Instituto Nacional de Antropología e Historia. p 95-126.

Hernández Espinoza, P. O. En prensa. La modificación cefálica intencional en el Norte de México. En: Tiesler Blos, y Serrano Sánchez, editores. La modificación cefálica intencional. México: Universidad Nacional Autónoma de México.

Hernández Espinoza, Patricia Olga, Márquez Morfín Lourdes, y Bullock Meggan. 2013. Transition Analysis as a Method of Age Estimation, a Reevaluation from an Anthropological Perspective. In: Population, editor. XXVI World Conference. Busan, South Korea.

Hernández Espinoza, Patricia Olga, Martínez Mora Estela, y Córdova Tello Guillermo. 2012. Los túmulos funerarios de La Noria, lugar para seres especiales. En: Córdova Tello, Martínez Mora, y Hernández Espinoza, editores. Tamtoc Esbozo de una antigua sociedad urbana. Primera ed. México: Instituto Nacional de Antropología e Historia. p 127-140.

Hernández Espinoza, Patricia Olga, y Márquez Morfín Lourdes. 2010. Los niños y las niñas del antiguo Xochimilco: un estudio de mortalidad diferencial. Revista Española de Antropología Física(31):39-52.

Hernández Espinoza, Patricia Olga, y Peña Reyes Ma. Eugenia. 2010. La identificación del sexo y la estimación de la edad en esqueletos de menores de 15 años (subadultos). México: Escuela Nacional de Antropología e Historia.

Hubbe, Mark, Oviedo Macarena, y Torres-Rouff Cristina. 2011. El estado de conservación y contextualización cronológica de la colección osteológica "Gustavo Le Paige". Revista de Estudios Atacameños Arqueología y Antropología Surandinas 41:29-44.

Iscan, M. Yasar, Loth Susan R., y Wright Ronald K. 1984. Metamorphosis at the sternal rib end: A new method to estimate age at death in white males. American Journal of Physical Anthropology 65(2):147-156.

Lagunas Rodríguez, Zaid. 1970. Notas sobre el hallazgo de cráneos con lesión suprainiana en Cholula. Boletín del INAH 39:1-4.

Lagunas Rodríguez, Zaid. 1975. La determinación sexual en mandíbulas por medio de funciones discriminantes. Anales del INAH 4:171-178.

Lagunas Rodríguez, Zaíd. 2000. Manual de Osteología Antropológica. México: Instituto Nacional de Antropología e Historia.

Lagunas Rodríguez, Zaíd , y Hernández Espinoza Patricia Olga. 2000. Manual de Osteología Antropológica. México: Escuela Nacional de Antropología e Historia.

Larsen, Clark S. 1997. Bioarchaelogy. Interpreting behavior from the human skeleton. Cambridge: Cambridge University Press.

Lira López, Yamile, y Serrano Sánchez Carlos, editors. 2004. Prácticas funerarias en la costa del Golfo de México. México: Universidad Veracruzana / Universidad Nacional Autónoma de México / Asociación Mexicana de Antropología Biológica.

López Alonso, Sergio. 1967. Las funciones discriminantes en la determinación sexual de huesos largos. México: Escuela Nacional de Antropología e Historia.

López Alonso, Sergio. 1971. La escotadura ciática mayor en la determinación sexual de restos óseos prehispánicos de México. Anales del INAH 2:31-41.

López Alonso, Sergio, Lagunas Rodríguez Zaid, y Serrano Sánchez Carlos. 2003. Costumbres funerarias y sacrificio humano en Cholula prehispánica. México: Universidad Nacional Autónoma ded México.

Lovejoy, Owen C., Meindl Richard S., Pryzbeck Thomas, y Mensforth Robert P. 1985. Chronological metamorphosis of the auricular surface of the ilium: A new method for the determination of adult skeletal age at death. American Journal of Physical Anthropology 68:15-29.

Luo, Y. C. 1995. Sex determination from the pubis by discriminant function analysis. Forensic Sciences International 74:89-98.

Martínez Abadías, Neus, González José Rolando , González Martín Antonio, Van der Molen Silvina, Talavera Jorge Arturo, Hernández Espinoza Patricia Olga , y Hernández Miquel 2006. Phenotyphic Evolution of Human Craniofacial Morphology after Mixture: A Geometric Morphometrics Approach. American Journal of Physical Anthropology 129(1):387-398.

Martínez de León Mármol, Blanca Lilia. 2009. La deformación cefálica intencional tipo tabular, variante superior, en el Zapotal, Veracruz. Estudios de Antropología Biológica XIV-II:489-501.

Meindl, R. S. , y Lovejoy C. O. 1989. Age changes in the pelvis: implications for paleodemography. En: Iscan, editor. Age Markers in the Human Skeleton. Springfield, Ill: CC Thomas Publisher. p 137-168.

Meindl, R. S., Lovejoy C. O., Mensforth R. P., y Walker R. A. 1985a. A revised method of age determination using the os pubis, with a review and test of accuracy of other current methods of pubic symphyseal aging. American Journal of Physical Anthropology 68(1):29-45.

Meindl, R. S., Lovejoy O. C., Mensforth R., y Carlos L. Don. 1985b. Accuracy and direction of error in the sexing of the skeleton: Implications for Paleodemography. American Journal of Physical Anthropology 68:79-85.

Menéndez Garmendia, G. A. 2010. Comparación de métodos para estimar estatura en restos óseos humanos" Tesis de licenciatura. Escuela Nacional de Antropología e Historia, México. México: Escuela Nacional de Antropología e Historia.

Menéndez Garmendia, G. A. 2014. ¿Por qué y para qué medir a alguien? Disertación y propuesta de fórmulas para estimar estatura en población mexicana (Del Castillo Chávez). México: Escuela Nacional de Antropología e Historia.

Menéndez Garmendia, Guillermina Antinea, Gómez Valdés Jorge, Armendáriz F., Wesp Julie, y Sánchez Mejorada Gabriela. 2014. Long bone (humerus, femur and tibia) measuring procedure in corpses. Journal of Forensic Sciences Early View.

Menéndez Garmendia, Guillermina Antinea, Gómez Valdés Jorge, y Sánchez Mejorada Gabriela. 2011. Comparación de ecuaciones de regresión lineal para estimar estatura en restos óseos humanos en población mexicana. Antropo 25:11-21.

Merlo, Noelia I., Mendoza Osvaldo J., Bordach María A., y Ruiz Martha S. 2005. Vida y muerte en el Pucará de Yacoraite. Estudio de osteología humana. Cuadernos de la Facultad de Humanidades y Ciencias Sociales, Universidad de Jujuy 29:113-142.s

Núñez Enríquez, Luis Fernando, y Granados Vázquez Geraldine Guadalupe. 2012. Estudio del Conjunto de Sepulturas de La Noria en Tamtoc. En: Córdova Tello, Martínez Mora, y

Hernández Espinoza, editores. Tamtoc Esbozo de una antigua sociedad urbana. México: Instituto Nacional de Antropología e Historia. p 47-94.

Ortega Muñoz, Allan. 1998. La estimación de edad en restos óseos subadultos mesoamericanos. Colección osteológicade San Gregorio Atlapulco, Xochimilco. Tesis de Licenciatura en Antropología Física. México: Escuela Nacional de Antropología e Historia.

Peña Reyes, María Eugenia , y González Álvarez Citlali. 2010. Manual para la estimación de la edad ósea en vértebras cervicales como indicador de madurez biológica. México: Escuela Nacional de Antropología e Historia / Conacyt.

Pereira, Gregory. 2007. Problemas relativos al estudio tafonómico de los entierros múltiples. En: Serrano Sánchez, y Terrazas Mata, editors. Tafonomía, medio ambiente y cultura. México: Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM.

Phenice, T. W. 1969. A newly developed visual method of sexis de os pubis. American Journal of Physical Anthropology 30(2):297-301.

Pijoan Aguadé, Carmen María. 1997. Evidencias de sacrificio humano y canibalismo en restos óseos. El caso del entierro número 14 de Tlatelolco, D.F. (Pijoan Aguadé). México: Universidad Nacional Autónoma de México.

Pijoan Aguadé, Carmen María, y Lizarraga Cruchaga Xabier. 2004a. Perspectiva Tafonómica. México: Instituto Nacional de Antropología e Historia.

Pijoan Aguadé, Carmen María, y Lizarraga Cruchaga Xabier. 2004b. Tafonomía: una mirada minuciosa a los restos mortuorios. En: Pijoan Aguadé, y Lizarraga Cruchaga, editores. Perspectiva Tafonómica. Primera ed. México: Instituto Nacional de Antropología e Historia. p 13-34.

Pijoan Aguadé, Carmen María, y Pastrana Cruces Alejandro. 1989. Evidencias de actividades rituales en restos óseos humanos en Tlatelcomila DF. In: Carmona Macías, editor. El Preclásico o Formativo Avances y Perspectivas. México: Museo Nacional de Antropología, Instituto Nacional de Antropología e Historia. p 287-306.

Pijoan Aguadé, Carmen María, Pastrana Cruces Alejandro, y Maquívar Maquívar Consuelo. 1989. El tzompantli de Tlatelolco. Una evidencia de sacrificio humano. Estudios de Antropología Biológica IV:562-583.

Ramey Burns, Karen. 2008. Manual de Antropología Forense. Barcelona: Ediciones Bellaterra, S. A.

Reverte Coma, José Maria. 1999. Antropología Forense. Madrid: Ministerio de Justicia.

Rodríguez Cuenca, José Vicente. 2011. Los chibchas: hijos del sol, la luna y los Andes. Orígenes de su diversidad. Bogotá: Instituto de Desarrollo Urbano / Universidad Nacional de Colombia.

Rodríguez Cuenca, José Vicente. 2004. La antropología forense en la identificación humana. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

Rodríguez Flórez, Carlos David. 2010. Microdesgaste dental y paleodieta en una muestra de la cultura Sonso en el Valle de Cauca, Colombia. Boletín Antropológico, Universidad de Los Andes Año 28(78):61-92.

Rodríguez Flórez, Carlos David. 2005. La antropología dental y su importancia en el estudio de los grupos humanos. Revista de la Facultad de Odontología Universidad de Antioquía 16(1-2):52-59.

Rogers, T., y Saunders S. R. 1994. Accuracy of sex determination using morphological traoits of the human pelvis. Journal of Forensic Sciences 39:1047-1056.

Román Berrelleza, Juan Alberto, y Torre Blanco Alfonso. 1998. Los sacrificios de niños en el Templo Mayor. Un enfoque interdisciplinario. Arqueología Mexicana 31:28-33.

Román Berrelleza, Juan Alberto. 1986. La ofrenda número 48 del Templo Mayor. México: Escuela Nacional de Antropología e Historia.

Romano Pacheco, Arturo. 1965. Estudio morfológico de la deformación craneana en Tamuín, S. L. P. y en la Isla del Ídolo, Veracruz. México: Instituto Nacional de Antropología e Historia.

Romano Pacheco, Arturo. 1974. Deformación Cefálica Intencional. In: Romero Molina, editor. Antropología Física Epoca Prehispánica. México. p 195-227.

Romano Pacheco, Arturo. Los cráneos deformados de El Zapotal I, Veracruz. XIII Mesa Redonda: Balance y Perspectivas de Mesoamérica y del Norte de México: Sociedad Mexicana de Antropología. p 57-64.

Romero Molina, Javier. 1958. Mutilaciones dentarias prehispánicas de México y América en general. México: Instituto Nacional de Antropología e Historia.

Romero Molina, Javier. 1970. Dental Mutilation, Trephination and Cranial Deformation. En: Wauchope, editor. Handbook of Middle American Indians. Austin: University of Texas Press. p 50-67.

Romero Molina, Javier. 1974. La trepanación prehispánica. In: Romero Molina, editor. Antropología Física Época Prehispánica. México: Instituto Nacional de Antropología e Historia. p 179-194.

Ruíz Albarrán, Perla de Carmen. 2012. Estudio de variabilidad biológica en la colección esquelética Hospital Real de San José de los Naturales . Un acercamiento a través de la técnica de morfometría geométrica [Tesis de Licenciatura en Antropología Física]. México: Escuela Nacional de Antropología e Historia.

Sardi, Marina L., y Pucciarelli Héctor M. 2001. Influencia de la deformación artificial indeterminada en las comparaciones craneales interpoblacionales. Revista Argentina de Antropología Biológica 3(1):23-24.

Scheuer, Louise, y Black Sue. 2000. Developmental Juvenile Osteology. San Diego: Academic Press.

Scheuer, Louise, y Black Sue. 2004. The Juvenile Skeleton. San Diego: Elsevier Academic Press.

Schurr, Michael. 1998. Using stable nitrogen-isotopes to study weaning behavior in past populations. World Archaeology 30(3):327-342.

Schutkowski, Holger. 1993. Sex Determination of Infant and Juvenile Skeletons: I. Morphognostic Features. American Journal of Physical Anthropology 90(2):199-205.

Serrano, Carlos, y Lagunas Zaíd. 2000. Prácticas mortuorias prehispánicas en un barrio de artesanos (La Ventilla "B"), Teotihuacan. En: Serrano, editor. Prácticas Funerarias en la Ciudad de los Dioses Los enterramientos humanos de la antigua Teotihuacan. México: Universidad Nacional Autónoma de México.

Snow, C. C., Hartman S., Giles E., y Young F. A. 1979. Sex and race determination of crania by calipers and computers: A test of the Giles and Elliot discriminant functions in 52 forensic sciences case. Journal of Forensic Sciences 24:448-460.

Solórzano Navarro, Eduvigis. 2006. De la Mesoamérica Prehispánica a la Colonial. La huella de DNA antiguo [Doctorado en Antropología Biológica]. Barcelona: Universidad Autónoma de Barcelona.

Sutter, Richard C. 2003. Nonmetric subadult skeletal sexing traits: I. A blind test of the accuracy of eight previously proposed methods using prehistoric known-sex mummies from Northern Chile. Journal of Forensic Sciences 48(5):927-935.

Taipe Campos, Néstor Godofredo. 2005. La sustitución en los ritos de sacrificio. Gazeta de Antropología 21(artículo 06).

Tiesler Blos, Vera. 2012. Transformarse en maya. El modelado cefálico entre los mayas prehispánicos y coloniales. México: Universidad Nacional Autónoma de México.

Tiesler Blos, Vera. 2006. ¿Hubo trepanación en la antigua sociedad maya? Una apreciación regional. Antropología Física Latinoamericana 4:169-218.

Tiesler Blos, Vera. 2002. La costumbre de la deformación cefálica entre los antiguos mayas: aspectos morfológicos y culturales. México: Instituto Nacional de Antropología e Historia.

Tiesler Bloss, Vera, y Cucina Andrea. 2007. New Perspectives on Human Sacrifice and Ritual Body Treatments in Ancient Maya Society. New York: Springer.

Tomasto Cagiguo, Elsa Lucila. 2009. Caries dental y dieta en poblaciones prehispánicas de los valles de Palpa, costa sur del Perú (3500 aC -1000 dC) [Maestría]. Lima, Perú: Pontificia Universidad Católica del Perú.

Toro Ibacache, María Viviana, Manríquez Soto Germán, y Suazo Galdames Iván. 2010. Morfología Geométrica y el Estudio de las Formas Geométricas: De la Morfología Descriptiva a la Morfología Cualitativa. International Journal of Morphology 28(4):977-990.

Tortora, Gerard J., y Derrickson Bryan. 2007. Principios de Anatomía y Fisiología. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.

Verano, John W. 1995. La trepanación como tratamiento terapéutico para fracturas craneales en el antiguo Perú. Estudios de Antropología Biológica VIII:65-81.

Verano, John W., y Lombardi Guido P. 1999. Paleopatología en Sudamérica Andina. Bulletin de l'Institute Francais d'Études Andines 28(1):91-121.

Weaver, David S. 1980. Sex Differences in the Ilia of Known Sex and Age Sample of Fetal and Infant Skeletons. American Journal of Physical Anthropology 52(1):191-195.

Weiss, Pedro. 1958. Osteología Cultural. Prácticas Cefálicas. Lima: Universidad Mayor de San Marcos.

Wilson, Laura A., MacLeod Norman, y Humphrey Louise T. 2008. Morphometric Criteria for Sexing Juvenile Human Skeletons Using the Ilium. Journal of Forensic Sciences 53(2):269-278.

Yépez Vásquez, Rosaura. 2009. El simbolismo de la modificación cultural de la cabeza en la cultura andina de Paracas del antiguo Perú. Estudios de Antropología Biológica XIV-2:523-545.

CAPÍTULO 9. ANTROPOLOGÍA FORENSE: MÉTODOS, APLICACIONES Y DERECHOS HUMANOS EN AMÉRICA LATINA.

GEORGINA PACHECO REVILLA[1]

[1]Organismo de Investigación Judicial, Costa Rica. gpachecor@Poder-Judicial.go.cr

1. INTRODUCCIÓN

La Antropología Forense resulta de la aplicación de los conocimientos y estudios sobre la biodiversidad humana en un contexto legal. Es una especialidad de la Antropología Física (o Biológica) que tiene como objetivo la identificación de personas, vivas ó muertas, valiéndose de rasgos tanto somáticos faciales o corporales, como de los restos óseos humanos. Si bien es cierto que se le conoce principalmente por centrarse en la comprensión y técnicas de la osteología humana y su aporte para la resolución de casos en investigaciones judiciales, está lejos de ser únicamente la disciplina encargada de identificar los cadáveres esqueletizados, cremados, desmembrados y en estado avanzado de descomposición. La Antropología Forense se desarrolla y establece como una ciencia que aporta y apoya a la investigación médico-legal de las muertes, en las distintas etapas requeridas. Con el fin de proporcionar la mayor cantidad de información necesaria para la resolución de los procesos jurídicos relacionados con restos óseos, se participa desde el momento requerido para la ubicación de los mismos, la investigación en el sitio del hallazgo, el levantamiento de los restos y su posterior análisis, utilizando los métodos y lineamientos de la Arqueología. La Arqueología Forense ha brindado novedosas técnicas, instrumentos y procedimientos para la búsqueda de enterramientos humanos clandestinos. Con este objetivo planteado para la Antropología Forense se asoman retos políticos y sociales a nivel latinoamericano que inciden en los derechos humanos (DH) y el derecho internacional humanitario (DIH). La Antropología Forense se ha convertido en una herramienta fundamental para el

esclarecimiento de investigaciones judiciales de muertes violentas, crímenes contra la humanidad, terrorismo, desastres naturales, accidentes y delincuencia común entre otros.

2. HISTORIA

El interés del ser humano por conocer y entender las características físicas y morfológicas de nuestra especie siempre ha generado gran curiosidad y controversia. La Antropología es por ende, el estudio del ser humano desde una perspectiva social, biológica y cultural. Se divide en distintas ramas, entre ellas la Antropología Biológica o Física, que se centra en la biodiversidad humana en todos sus aspectos.

La Antropología Biológica desde sus inicios ha realizado estudios y comparaciones sobre distintas poblaciones, interpretando la variabilidad física de la especie humana. Aún en la actualidad se generan estas investigaciones utilizando análisis morfológicos, métricos y estadísticos, tanto para restos óseos como para personas vivas.

Desde principios del siglo XIX diferentes científicos e investigadores interesados en estudiar esta variabilidad humana, iniciaron mediciones sobre cadáveres y personas vivas, hicieron prácticas sobre estudios morfométricos en cráneos y esqueletos, dando pie a los análisis craneométricos y osteométricos.

La formación del antropólogo físico varía en cada continente. Para Europa, la Antropología Biológica es sinónimo de Biología Humana y se estudia en las facultades de Biología. Los mismos fundadores de las distintas escuelas europeas eran cirujanos (Paul Broca), patólogos (Rudolf Virchow), naturalistas (A. P. Bogdanov) y biometristas (Karl Pearson). Estas tendencias académicas y las mismas condiciones sociales de sus países han conllevado a que las labores de los antropólogos físicos interesados en problemas forenses se centren más en casos de delincuencia común. A pesar de las diferencias los trabajos de antropólogos alemanes (R. P. Helmer, I. Schwidetsky, R. Knussmann, H. Hunger,D. Leopold), húngaros (I. G. Fasekas, F. Kosa, K. Csete), ingleses (A. Boddington. A. N. Garland, R. C. Janaway, R. Neave), rusos (V. Alexeev, G. Lebedinskaya, A. Zoubov), japoneses (S. Seta, M. Yohino) y otros especialistas han contribuido con aportes valiosos en las áreas de la reconstrucción facial, antropología dental, nutricional, ecológica, y ante todo en la rama forense (Rodríguez, 1994).

a. La Antropología Forense en Estados Unidos

Siguiendo a T. D. Stewart, D. D. Thompson (1982, citado por Ubelaker, 1990) en su "History of American Physical Anthropology" se reconocen tres períodos en el desarrollo de la Antropología Forense.

1. El período comprendido desde su surgimiento a finales del siglo pasado hasta la década de los 30, cuando los anatomistas y médicos eran consultados esporádicamente en casos legales relacionados con la identificación de restos óseos, pero sin que existieran procedimientos estandarizados sobre la aplicación de estos conocimientos. Thomas Dwight (1843-1911) divulgó en 1878 la primera guía sobre el uso de los restos óseos en las prácticas médico-legales; además George Dorsey (1869-1931) y H. H. Wilder (1864-1928) también publicaron manuales para la identificación de individuos vivos o muertos. No obstante, los más influyentes fueron Ales Hrdlicka (1869-1943), fundador de la *American Association of Physical Anthropology* (AAPA) y Ernest A. Hooton (1887-1954), quienes conformaron una sólida escuela de antropólogos físicos en la Smithsonian Institution y en varias universidades norteamericanas (Ubelaker, 1990).

2. El período ubicado entre los años 1940 y principio de los 1970. En 1939 Wilton Marion Krogman (1903-1987), el primer antropólogo físico en ser admitido en la *American Academy of Forensic Sciences* (AAFS), expuso sus ideas en “Guide to the Identification of Human Skeletal Material”, el primer tratado escrito por un antropólogo para personal forense y que centró la atención de la comunidad médico-legal sobre el potencial informativo de la antropología biológica en los procesos de identificación. Demostró a sus propios colegas la importancia de su aplicación legítima a problemas forenses. Krogman publicó en 1962 su clásico tratado de “The Human Skeleton in Forensic Medicine”, reeditado posteriormente en 1986 conjuntamente con M. Y. Iscan. En 1942 T. D. Stewart inició asesorías regulares para el F.B.I. y al igual que H. L. Shapiro, F. E. Randall y Charles E. Snow (1910-1967) fueron consultados durante la segunda Guerra Mundial. T. D. Stewart, Ellis R. Kerly y Charles P. Warren brindaron asesoría forense permanente durante la guerra de Corea (Iscan, 1981). Así, este período se caracterizó por el reconocimiento oficial que tuvieron los antropólogos físicos en las labores de identificación de cuerpos de soldados desaparecidos en las guerras de mediados del siglo XX y por el creciente interés hacia esta disciplina, como una importante actividad en su quehacer profesional. Además, durante la primera mitad de este siglo se conformaron las colecciones de restos

óseos Terry y Todd que dieron lugar al establecimiento de las técnicas para la estimación del sexo, edad, afinidad biológica y reconstrucción de la estatura.

3. El año de 1971 significó un cambio importante en el papel de la Antropología en las Ciencias Forenses, pues se establece ésta como una rama de la AAFS, lo que permitió la incorporación de antropólogos físicos a los equipos forenses de identificación de víctimas de desastres masivos. En 1977 esta labor obtiene su reconocimiento oficial mediante la creación de la *American Board of Forensic Anthropology* (ABFA) en la AAFS, con el fin de garantizar la calidad de los peritajes forenses y profesionalizar a sus practicantes. La formación de esta sección también contribuyó a incrementar el número de artículos en el *Journal of Forensic Sciences*, constituyendo actualmente el 5% del total de títulos publicados (Iscan, 1981).

A partir de finales de los años 80 la experiencia norteamericana desarrollada en el transcurso de varios decenios se extendió a algunos países latinoamericanos.

b. Antropología Forense en América Latina

La historia reciente de muchos países latinoamericanos, en especial a partir de los años sesenta del siglo XX, se ha caracterizado por la presencia de gobiernos militares-dictatoriales que han llegado al poder ejerciendo violencia y dejando un saldo de violaciones a los derechos humanos, muertes violentas y desapariciones forzadas.

En América Latina por su particular situación de derechos humanos, con víctimas que superan las 200.000 personas en Guatemala, 10.000-30.000 en Argentina, a 70.000 en Perú entre 1980 y 2000 y que en Colombia ascienden a más de 8000, la Antropología Forense no se puede limitar solamente a su aspecto bioantropológico -el análisis de los restos óseos-, ni a la arqueología -la exhumación-, sino que el perito forense debe conocer el contexto social en que se producen las muertes violentas con el fin de obtener información más amplia sobre las circunstancias de la desaparición de las víctimas, sus características somáticas y los procedimientos legales para proceder a la búsqueda, excavación y análisis de sus restos. Es así como lo han practicado El Equipo Argentino de Antropología Forense (EAAF), la Fundación de Antropología Forense de Guatemala (FAFG), el Equipo Peruano de Antropología Forense (EPAF), entre otros.

3. IMPORTANCIA DE LA ANTROPOLOGÍA FORENSE PARA LAS INVESTIGACIONES MÉDICO-LEGALES

Las tareas realizadas por el médico o patólogo forense se asemejan a las de un antropólogo forense, la diferencia está en la naturaleza de los materiales a examinar. Los médicos trabajan con tejidos blandos, mientras que los antropólogos concentran su interés en los tejidos duros como huesos o dientes.

La Antropología Forense aplica métodos y técnicas de la Antropología Física, la Arqueología (que se verá más adelante) y la Tafonomía. La Tafonomía, que es el estudio de los procesos *post mortem* relacionados con la descomposición, transformación, conservación, transporte y desgaste de los restos, desde la muerte biológica hasta su total desintegración o conservación natural o artificial, o hasta su fosilización (Reverte, 1999); le brinda al antropólogo información vital para sus análisis.

La Antropología Forense ha servido como apoyo a la Patología Forense en las investigaciones médico-legales de la muerte, principalmente en casos complejos por el estado y condición de los cadáveres que se encuentren en descomposición avanzada, carbonizados o cremados, desmembrados o descuartizados, fragmentados o esqueletizados (Figura 1).



Figura 1. Fosa de un individuo esqueletizado.

Para establecer causa de muerte (lo que no siempre es posible) es prescindible contar con un equipo interdisciplinario, siendo el antropólogo forense esencial para diagnosticar alteraciones presentes en los restos óseos (traumas, patologías, etc.) e identificar los restos (determinación de edad, sexo, afinidad biológica, estatura, tiempo *post mortem*, entre otras).

En Antropología Forense, como se indicó anteriormente, en la búsqueda y recuperación de cadáveres (ya sean inhumados o en superficie) y su posterior análisis, se vinculan diferentes estudios y etapas. La Antropología Social brinda ayuda en la investigación preliminar y el contexto del crimen, el arqueólogo forense en la etapa de exhumación y levantamiento de los restos, y por último el análisis de los restos óseos en el laboratorio.

El antropólogo forense debe obtener una visión completa del caso tomando en cuenta todas las variables y conocer muy bien el contexto y la historia, esto con el objetivo de lograr una interpretación acertada del caso forense.

4. ESCENA DEL CRIMEN: ARQUEOLOGÍA FORENSE

Una adecuada recuperación de los restos constituye un aspecto que ha ido aumentando en importancia para los estudios forenses. Es sabido que los levantamientos de restos óseos humanos no siempre los realizan los antropólogos/arqueólogos forenses. Las autoridades judiciales muchas veces asumen que los investigadores y policías que asisten al levantamiento de evidencias óseas saben cómo proceder para recobrar los restos esqueléticos presentes y las evidencias físicas asociadas. Lamentablemente no siempre sucede así, dando como resultado una recuperación parcial de los restos así como de información crucial para la investigación.

Aplicar los métodos y técnicas de la arqueología en el ámbito legal permite reconstruir de la mejor manera posible el contexto en el que fueron inhumados los cuerpos a analizar, las dimensiones del yacimiento y todo lo que genere pruebas e indicios para el caso. También arroja información sobre la ubicación espacio-temporal de los restos en el yacimiento o en superficie y la interpretación y recolección de evidencias físicas asociadas. Las etapas que realiza el antropólogo/arqueólogo forense a la hora de investigar empiezan por la ubicación de los restos óseos y la localización del lugar del enterramiento.

a. TRABAJO DE CAMPO

La utilización de los métodos y las técnicas que se emplean en el trabajo de campo para arqueología, durante la excavación y exhumación del material osteológico humano, es de gran importancia en la reconstrucción posterior de los hechos *peri mortem* y *post mortem* que afectaron a la víctima (o víctimas) que constituyen el caso forense.

La búsqueda o prospección se realiza por medio de una serie de procedimientos mediante los cuales el antropólogo forense y los miembros del equipo recorren el área a investigar, analizando e interpretando detalles y características que ayuden a ubicar el yacimiento donde se ha depositado el cadáver o los restos óseos. En la mayoría de las ocasiones, el antropólogo se enfrenta con dos tipos de casos: que los cuerpos aparezcan en superficie o que estén enterrados, variando así la metodología que se debe emplear.

Cuando se encuentran uno o varios cadáveres en superficie hay que asumir que el lugar ha podido ser alterado en cierta medida, ya que, generalmente, el descubrimiento del hallazgo lo realizan personas sin los conocimientos adecuados. Se recomienda seguir los siguientes pasos:

- Localizar los restos óseos sin alterar el terreno.

- Proteger el área inmediatamente mediante acordonamiento, garantizando custodia permanente y acceso restringido solo al personal autorizado, lo cual previene la contaminación de las evidencias físicas que allí se encuentren.
- Después de haber realizado la descripción detallada del lugar del hallazgo, realizando la fijación planimétrica y fotográfica de todos los materiales, proceder al levantamiento del cuerpo y de los objetos encontrados en el mismo.
- Si el cadáver conserva tejidos blandos, se debe embalar en una bolsa plástica mortuoria. Si únicamente hay restos óseos, envolver por separado. Todo el material debe ser etiquetado en el mismo momento de su recolección y se realiza su registro en el formato de cadena de custodia correspondiente.
- Una vez extraídos los restos óseos, se procede a retirar la tierra que rodeaba el cuerpo, con el fin de localizar huesos u objetos de pequeño tamaño. Es importante además, cribar o zarandear el sedimento que se ha retirado.

Cuando el cadáver o cadáveres han sido enterrados, el primer paso es la localización de los restos humanos, para lo cual se recomienda realizar una prospección que incluye la inspección visual del terreno observando las alteraciones de la vegetación, el grado de compactación de la tierra o cualquier alteración del mismo. Como complemento a la prospección, se pueden emplear otros métodos como la fotografía aérea (detecta cambios en la vegetación producidos por la descomposición de los cuerpos o la tierra sacada al inhumarlos), los detectores de metal, análisis geológicos o de gases, estudios electromagnéticos o, incluso, perros entrenados para detectar cadáveres (Ubelaker, 1995).

Una vez finalizada la prospección, el antropólogo elabora el plan de excavación arqueológica, basado en la información obrante en la causa judicial y una serie de factores de infraestructura que deben ser considerados en cualquier investigación de este tipo, a saber: tipo de enterramiento, facilidades de acceso al sitio, personal disponible, recursos económicos, seguridad del área, condiciones climáticas y tiempo disponible (Sanabria, 2010).

La excavación es un acto destructivo y altera los contextos originales de los enterramientos humanos, por lo que debe existir una documentación detallada del proceso en su totalidad. Una vez localizados los restos humanos se recomienda seguir los siguientes pasos:

- Completar la excavación utilizando únicamente instrumentos pequeños para no dañar el cadáver.
- Se debe demostrar la posición anatómica exacta en que el cuerpo fue encontrado y la ubicación de las evidencias físicas asociadas, razón por la cual toda evidencia debe quedar inicialmente expuesta *in situ* en su totalidad.
- Todos los pasos antes, durante y después de la excavación deben quedar documentados en planos, dibujos y fotografías. Todas las fotografías deben incluir un testigo métrico y rótulo legible con fecha, sitio excavado, número de cadáver y flecha que señale el norte geográfico.
- Se procede a la exhumación del esqueleto, labor que debe ser realizada preferiblemente por una sola persona, comenzando por los huesos de los pies y finalizando con las estructuras craneales. Cada hueso debe ser levantado de forma individual, liberándolo de la matriz de tierra que lo cubre y sin utilizar la fuerza para evitar fracturas *post mortem*. Idealmente los restos deber ser embalados en orden anatómico (pie izquierdo en una bolsa, derecho en otra, pierna izquierda en otra y así sucesivamente). En el interior de cada bolsa plástica se debe colocar un rótulo, escrito con marcador de tinta indeleble, que incluya sitio de procedencia, número de fosa, fecha de recuperación, el tipo de pieza(s) ósea(s) embalada(s) y número de esqueleto al que pertenece (Sanabria, 2010).
- Una vez extraídos todos los huesos y las evidencias físicas, se continúa con la tierra que queda por debajo del cuerpo hasta que la tumba ha sido excavada en su totalidad.

El antropólogo forense también puede encontrarse con la resolución de otros casos como por ejemplo cadáveres quemados, descompuestos o mutilados, en los que la metodología a seguir es la ya descrita con ligeras modificaciones según sea el caso. Las grandes catástrofes y los incendios requieren un tratamiento especial que no tengo espacio para cubrir en éste capítulo.

5. TRABAJO DE LABORATORIO: MÉTODOS

La participación del antropólogo en la excavación y exhumación de los restos humanos no es lo habitual en algunos países, por lo que éstos suelen llegar directamente al laboratorio. Si éste fuera el caso, se debe solicitar el máximo de información posible a quienes estuvieran encargados del levantamiento, con el fin de poder interpretar el material antropológico correctamente, como lesiones

peri mortem, los cambios tafonómicos o las alteraciones que pueda haber sufrido el material durante el proceso de exhumación o durante la necropsia.

Es necesario antes de analizar los materiales, tener claro el protocolo a seguir, las normativas sobre la cadena de custodia y un registro fotográfico claro y detallado antes de iniciar la manipulación de las evidencias físicas.

El primer paso que se debe seguir en el laboratorio es la limpieza del material humano. Si éste se encuentra esqueletizado, se emplean las técnicas habituales para restos humanos procedentes de yacimientos arqueológicos. Se utiliza un cepillo de dientes y pequeñas herramientas de madera para quitar la tierra y residuos añadidos a los huesos. Los restos y piezas dentales se deben lavar con agua corriente a temperatura ambiente, sin agregar químicos o jabones que podrían alterar o degradar el ADN.

En el caso de que se conserven tejidos blandos, éstos deben ser eliminados teniendo especial cuidado de no emplear herramientas cortantes. Siempre se deben utilizar aquellos productos y técnicas que dañen menos el hueso. Seguidamente, se comienza el estudio antropológico, (Figura 2).



Figura 2. Proceso de lavado en el laboratorio.

a. ¿HUMANO O NO?

Se realiza un análisis macroscópico de la morfología de los huesos para determinar si se trata de restos humanos o no. En caso de que los huesos estén muy fragmentados o modificados por agentes externos o patologías se puede recurrir a técnicas radiográficas, histológicas o serológicas (Ubelaker, 1991, 1996).

Los huesos humanos, a nivel macroscópico y microscópico, son similares a los huesos de otros mamíferos, con los que podrían confundirse. En el contexto forense, es necesario tener en cuenta el contexto local y las especies presentes en el área de investigación. La combinación única de una caja craneal grande, cara ornata y adaptaciones a la marcha bípeda, características morfológicas de los humanos, contribuyen a una identificación positiva de los mismos.

b. INTERVALO POST MORTEM

Para interpretar el intervalo *post mortem* en cadáveres recientes, o lo que se denomina tanatocronodiagnóstico o fecha de muerte, se estudian los cambios que sufre el cadáver y que son debidos a los procesos de putrefacción y descomposición, es decir, la destrucción del tejido blando por microorganismos. Cuando el individuo está esqueletizado, la estimación del tiempo que ha transcurrido desde su muerte resulta aún más compleja. Gran parte de esta estimación consiste en reconocer los procesos tafonómicos en las alteraciones *post mortem*.

En general, los factores que pueden influir en la descomposición del cadáver y en el posterior deterioro de su esqueleto son numerosos (clima, temperatura, humedad, composición de la tierra, profundidad de la tumba, contextura y tamaño corporal del individuo, vegetación, presencia de carroñeros, etc.). La variación de todos estos factores puede ralentizar o acelerar los procesos de esqueletización. Así por ejemplo, los cuerpos no enterrados están más expuestos a la acción del ambiente y los carroñeros, lo que puede hacer que el proceso sea más rápido al de un cadáver enterrado.

Cabe resaltar que el estudio de la fauna cadavérica que realizan los entomólogos forenses es también de gran ayuda para establecer el intervalo *post mortem*. También destacan los resultados que se obtienen con la aplicación de métodos físicos y/o químicos que se han venido utilizando en algunos casos. Aquí se incluyen métodos como la consistencia y peso del hueso, el test del carbonato, la fluorescencia ultravioleta, el método del radiocarbono, etc., que con mayor o menor aproximación aclaran el intervalo *post mortem*.

c. Número mínimo de individuos

Se estima el número mínimo de individuos a que corresponden los huesos o fragmentos de ellos clasificándolos por morfología, sexo, edad, lateralidad, etc. Los huesos que pertenecen a un mismo individuo se ordenan en posición anatómica, comprobando si articulan unos con otros.

A medida que aumenta el número de individuos, también aumenta la complejidad de la investigación forense y las destrezas necesarias para resolver el caso. La fragmentación del cuerpo agrega otro nivel de dificultad, por cuanto inicialmente cada fragmento separado debe ser tratado de forma independiente hasta establecer una asociación (Swganth, 2013).

d. Determinación de sexo

El diagnóstico del sexo en esqueletos inmaduros se torna complejo por no haberse manifestado aún en estos individuos los caracteres morfológicos que marcan el dimorfismo sexual secundario. En individuos adultos, el dimorfismo sexual se expresa más claramente en pelvis y cráneo. El coxal resulta ser el más discriminante, valorándose la morfología general, la escotadura ciática mayor, el foramen obturador, el ángulo subpúbico, la rama isquiopúbica y el arco ventral, entre otras. Si se cuenta con el cráneo se puede valorar el tamaño, la morfología general de estructuras como las órbitas, los arcos supra orbitales, la glabela, la apófisis mastoidea, la protuberancia occipital y la mandíbula, entre otras (Figura 3).

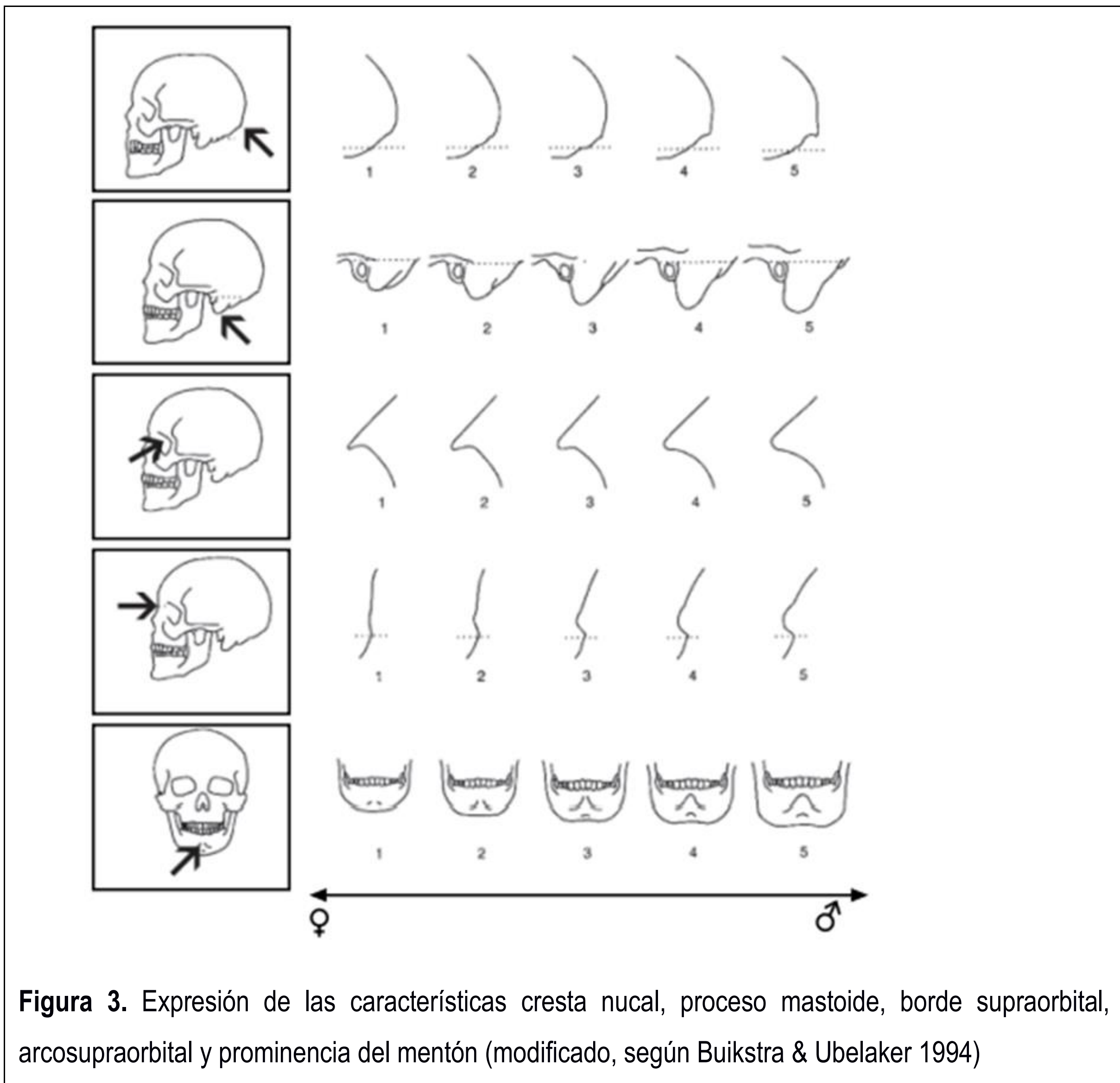


Figura 3. Expresión de las características cresta nucal, proceso mastoide, borde supraorbital, arcosupraorbital y prominencia del mentón (modificado, según Buikstra & Ubelaker 1994)

e. Determinar la edad biológica

El ser humano a lo largo de su vida presenta cambios ontogénicos que alteran la morfología del esqueleto, la cual varía incluso entre individuos de una misma afinidad biológica y por factores de sexo (las mujeres suelen madurar antes que los hombres), además de factores culturales, alimenticios, actividades laborales o enfermedades.

Al estudiar restos de individuos fetales, infantiles y adolescentes se emplean métodos basados en el grado de desarrollo y erupción dentaria, el estado de osificación de los huesos y la medición de huesos largos. Uno de los indicadores determinantes de la edad biológica en individuos

subadultos es el grado de fusión de las epífisis de los huesos largos, vértebras, costillas y pelvis. Para esto se utilizan estándares que se refieren a la secuencia y grado de fusión de cada hueso.

En adultos, entre 18 y 50 años, un indiciador confiable son los cambios en las carillas articulares de la sínfisis púbica (Figura 4). El método brinda una estimación bastante precisa aunque requiere de experiencia por parte del observador. Fue desarrollado por Todd en la década de los 20 (1920) modificado posteriormente por McKern y Stewart (1957), Gilbert y McKern (1973) y, más recientemente por Suchey y Brooks (1990).



Figura 4. Sínfisis púbica, individuo adulto.

En los adultos, algunos métodos están asociados al cierre de las suturas craneales (obliteración de las suturas craneales), pero la gran variabilidad interindividual que se ha observado en su desarrollo, ha generado desconfianza en algunos autores.

Otro método utilizado en adultos es la valoración de la articulación costocondral de la cuarta costilla (derecha o izquierda) desarrollado por Iscan et al. (1984), analizando los cambios producidos por la edad en dicha área.

Se deben observar, después de la tercera o cuarta década de vida, los cambios degenerativos que afectan al esqueleto, más que todo en la columna vertebral y en las articulaciones (Figura 5).

También es posible analizar las diversas modificaciones que sufren los dientes, los cambios radiológicos o densitométricos de la estructura esponjosa de ciertos huesos largos, o los cambios histológicos o bioquímicos de los huesos.

f. DETERMINAR LA AFINIDAD BIOLÓGICA

Es importante aclarar que las investigaciones en Biología Humana han documentado la compleja naturaleza de la biodiversidad humana y su variación, y la no existencia de "tipos humanos" como grupos morfológicos fijos. Así que en el ámbito forense, la afinidad biológica se refiere al grupo poblacional al que un individuo pertenece y sus rasgos fenotípicos asociados. Ubelaker (2008) lo señala como "identidad étnica" o "ancestro", y cómo este concepto sólo responde a la necesidad que tiene el antropólogo de aportar el máximo posible de datos para identificación de los individuos. Dos son las formas de intentar responder a esta cuestión, a partir de los caracteres morfológicos del esqueleto, o bien estimando el origen geográfico del mismo asignándolo a un grupo poblacional determinado. Los métodos no métricos (morfológicos) son los más utilizados, ya que no requieren un equipo específico y las observaciones se hacen rápidamente; entre los indicadores más utilizados se encuentran: la distancia intraorbital, las características de huesos nasales, grado de apertura nasal y prognatismo alveolar, proyección de malares y la morfología palatina de incisivos (presencia o ausencia de incisivos en forma de pala).



Figura 5. Desgaste en columna vertebral, osteofitosis en vértebras lumbares, individuo adulto.

g. Estimación de la estatura

Para determinar la estatura que un individuo tuvo en vida se realiza la aplicación de una serie de métodos que permiten estimarla a partir de la longitud de los huesos largos del esqueleto, siendo el fémur y la tibia los que dan los resultados más fiables. Existen dos métodos específicos para estimar la estatura: el método matemático, desarrollado por Trotter (1970) y el método anatómico, desarrollado por Fully (1956).

El método matemático consiste en la medición del hueso largo disponible y la posterior aplicación de ecuaciones de regresión, cuyos resultados aportan una estatura aproximada con su respectiva desviación estándar.

El método anatómico implica medir varios segmentos corporales, sumar los resultados y añadir un porcentaje preestablecido de tejido blando; se requiere la totalidad de estructuras óseas bien preservadas. Cuando sólo se cuenta con huesos fragmentados se puede aplicar el método de Steele y McKern (1969), que consiste en la medición de las porciones representadas del hueso y su combinación con una serie de ecuaciones previamente determinadas.

Se debe elegir el método más adecuado en cada caso, ya que se ha demostrado la existencia de cambios temporales, así como diferencias sexuales, poblacionales y con la edad.

h. Diagnóstico de peculiaridades óseas normales, patológicas o tafonómicas

Existen rasgos discretos (variaciones morfológicas, generalmente sin implicaciones funcionales) que se pueden encontrar en el esqueleto y que constituyen señales particulares para la identificación de individuos. Entre estos rasgos están el número extra de cúspides y raíces dentales, presencia de sutura metópica (entre los huesos frontales), huesos wornianos (huesos suturales), y facetas extras en determinados huesos, entre otras. Su utilidad depende de la existencia de registros documentados *ante mortem*.

En lo que respecta a alteraciones óseas *ante mortem*, si el trauma es ocasionado por lo menos de dos a tres semanas antes de la muerte de la persona, el hueso afectado mostrará signos de reacción ósea que serán observables macroscópicamente; después de uno a cinco meses se habrá formado callo óseo. Existe la posibilidad de que la reparación haya sido incorrecta y pueda ocasionar acortamiento o desviación del hueso.

Otros caracteres que también han demostrado su utilidad en este campo, junto a las fracturas consolidadas, son las amputaciones, detalles de ciertos huesos por procesos artríticos, los senos frontales, y alteraciones ortopédicas, entre otros.

Las alteraciones óseas producidas por enfermedades generalmente se originan en procesos infecciosos y pueden manifestarse en el hueso con respuestas inflamatorias, abscesos, y excrecencias óseas (osteofitos), entre otras.

Las que se denominan alteraciones óseas vitales o *peri mortem*, se asocian a los traumas ocurridos alrededor de la muerte del individuo (minutos antes o después a la muerte). La respuesta biológica en estos momentos es equivalente a la de un hueso fresco. Aunque en numerosas ocasiones la causa de muerte no se puede detectar en los huesos, hay otros casos en los que sí, como heridas por disparo o traumatismos producidos por objetos contundentes o instrumentos cortantes. En algunos casos quedará huella o marca (que pueden dejar un patrón reconocible) para establecer el tipo de arma o herramienta utilizada, (Figura 6).

Y por último las alteraciones óseas *post morte* que nos indican las modificaciones óseas ocurridas después de la muerte del individuo, y que son el resultado de diferentes factores tafonómicos (temperatura, actividad de insectos, traumas, ubicación en la superficie, etc). Esto es fundamental para determinar si las marcas de lesiones que aparecen en el esqueleto son de origen natural, o por el contrario, si han sido producidas por animales o por humanos.

i. Morfología facial

Se dan casos en los cuales el antropólogo forense debe investigar la relación que hay entre el esplacnocráneo (huesos de la cara) y los tejidos blandos. En este sentido se trabaja fundamentalmente en dos aspectos: la reconstrucción facial y la superposición de imágenes (Wilkinson, 2004).



Figura 6. Corte de hacha en diáfisis de una tibia.

6. Derechos humanos y la Antropología Forense

Gracias al objetivo intrínseco de la Antropología Forense, la identificación de personas ya sean vivas o muertas, existe un campo en el que puede ser de inestimable ayuda: las desapariciones forzadas. A nivel internacional, la ONU tiene un Grupo de Trabajo sobre Desapariciones Forzadas (*Working Group on Enfornced or Involuntary Disappearences*). Es el más antiguo de los "Procedimientos Especiales de la Comisión de Derechos Humanos" instituidos por los diversos órganos de Naciones Unidas, encargado expresamente desde 1980, del examen y vigilancia en nombre de la comunidad internacional de las desapariciones forzadas a nivel mundial, así como de informar pública y regularmente del estado de esta cuestión (Asamblea General de las Naciones Unidas Resolución 35/172, del 15 de diciembre de 1980) (Malgosa et al., 2010).

La Antropología Forense en Latinoamérica fue desarrollada a consecuencia de los múltiples reportes de violaciones a los derechos humanos, principalmente la desaparición forzada de personas que ha sido utilizada como procedimiento de represión e intimidación de la población por parte de regímenes políticos autoritarios o dictatoriales. Por esta razón, la Antropología Forense incluye además del trabajo de recolección de pruebas y análisis en el laboratorio, un conocimiento de la situación de derechos humanos de cada país. La gran cantidad de restos óseos N.N. (del Latín *nomen necio*, en español "nombre desconocido"), son producto de la violencia característica de cada nación. Argentina, Chile, Guatemala y Colombia son los países con mayor cantidad de personas desaparecidas que constituyen un alto número de cuerpos N.N. los cuales deben ser identificados.

En América Latina, el auge de la Antropología Forense está relacionado con el las dictaduras militares que dejaron miles de desaparecidos, especialmente en Argentina. "Durante los años 1976 y 1983 la dictadura militar que gobernó la Argentina adoptó en forma generalizada, como estrategia ilegal de represión, la desaparición forzada de personas", (Turner, 1993).

En este contexto se llegan a conformar los Equipos de Antropología Forense (EAF) vinculados con los procesos políticos de esclarecimiento de violaciones de derechos humanos y acción de la justicia, y en especial, a la ubicación de los restos de desaparecidos. El nombre de Clyde Snow, uno de los expertos más destacados en Antropología Forense, está íntimamente ligado a la creación y fundación del Equipo Argentino de Antropología Forense (EAAF) en 1986. Este constituye el momento disparador de lo que en adelante se irá convirtiendo en la creación de otros equipos nacionales en países con un contexto político similar. Con el tiempo se van formando en diferentes países otros grupos establecidos como ONG similar al EAAF, tal como la Fundación de Antropología Forense de Guatemala (FAFG) o el Grupo de Investigaciones de Arqueología Forense de Uruguay (GIAF) e, inclusive, desde el 2003 se identifican redes o asociaciones de los equipos latinoamericanos como la Asociación Latinoamericana de Antropología Forense (ALAF) (Dutrénit, 2012).

Más tarde en 1996, se constituyó la Comisión Internacional sobre Personas Desaparecidas (ICMP) fundada para apoyar el Acuerdo de Paz de Dayton que puso fin al conflicto en Bosnia-Herzegovina. Además de su trabajo en los países de la ex-Yugoslavia, la ICMP está implicada en la ayuda a gobiernos y otras instituciones en varias partes del mundo a afrontar cuestiones sociales y políticas relativas a las personas desaparecidas, estableciendo métodos de identificación efectivos tras un conflicto armado o desastre natural. (Malgosa et al., 2010).

La gran cantidad de cuerpos sin vida producto de intensos combates, de objetivos civiles durante la guerra, de la falta de atención durante el secuestro y de los homicidios múltiples selectivos (masacres), deben ser rescatados, identificados y en la medida de lo posible devueltos a sus familias. Lamentablemente la recuperación e identificación de víctimas se torna mucho más difícil cuando el cuerpo se encuentra en avanzado estado de descomposición, carbonización, incineración, mutilación y/o esqueletización, por lo que se debe acudir a técnicas que hagan posible aplicar los artículos 15, 16 y 17 del Convenio de Ginebra. Es aquí donde nace la importancia de la aplicación de la Antropología Forense, que se constituye en muchos casos como la última esperanza para encontrar a las víctimas, devolver el nombre a los muertos y la tranquilidad a sus familias (Delgado, 2000).

7. Conclusión

La complejidad y la popularidad de la Antropología Forense han crecido y siguen creciendo en los últimos años, ya sea por el auge en la difusión de estos temas en los programas televisivos, como por los casos reales que necesitan cada vez más de una investigación rigurosa. Los antropólogos forenses poseen la capacidad de generar una osteobiografía de los individuos analizados y aportar mucha información valiosa. No obstante, en este campo ha quedado demostrado que, a pesar de las investigaciones y trabajos realizados en el ámbito forense, siempre surgen nuevas preguntas y dudas que derivan de la gran variabilidad humana actual.

De lo anterior se advierte la necesidad de un entrenamiento adecuado en el área de osteología humana, en el trabajo de campo, y en el ámbito de los derechos humanos, que permitan contribuir de la mejor manera en las investigaciones médico-legales. El futuro de esta disciplina es promisorio y augura grandes retos a todos los que quieran trabajar en ella.

BIBLIOGRAFÍA CITADA.

Bass W. 1987. Human Osteology: A Laboratory and Field Manual. Third Edition. Especial Publication No.2 of the Missouri Archaeological Society, Columbia, MO.

Brooks S, Suchey JM. 1990. Skeletal age determination based on the os pubis: a comparison of the Acsádi-Nemeskéri and Suchey-Brooks methods. In: Human Evolution 5. P 227-238.

Buikstra JE, Ubelaker DH. 1994. Standards for data collection from human skeletal remains. Proceedings of a seminair at the Field Museum of Natural History. Organizado por J. Haas. Arkansas Archaeological Survey Research. Serie N.º44.

Delgado C. 2000. Aplicación de la antropología forense dentro del Derecho Internacional Humanitario. El caso del conflicto armado en Colombia. En: Colombia Nova et Vetera. Editorial Escuela Superior de Administración Pública ESAP 39. p 51-70.

Dutrénit S. 2012. Los equipos de Antropología Forense en América Latina: coadyuvantes en el camino de la verdad y la justicia. Publicación de la Red Universitaria sobre Derechos Humanos y Democratización para América Latina. Argentina. Año 2, N°3. p 25-53.

Fully G. 1956. Une nouvelle me´thode de de´termination de la taille. Ann Med Legale 35. p 266–273.

Galera V., López-Palafox J., Prieto L. 2005. Antropología Forense. En: Para comprender la Antropología Biológica, Evolución y Biología Humana. Rebato E., Susanne C., Chiarelli B. eds. España. p 137-153.

Gilbert BM, McKern TW. 1973. A method of aging the female os pubis. In: American Journal of Physical Antropology 38. p 31-38.

Iscan MY. 1981. Concepts in Teaching Forensic Anthropology. In: Medical Anthropology Newsletter 13 (1). p 10-12.

Iscan MY, Loths R, Wright RK. 1984. Metemorphosis at the Sternal Rib End: a method to estimate age at death in white males. In: American Journal of Physical Anthropology 65:147-156.

Krogman WM., Iscan MY. 1986. The Human Skeleton in Forensic Medicine. End Edition. Charles C. Thomas, Springfield, IL.

Krenzer, U. (2003). Compendio de métodos antropológico forenses para la reconstrucción del perfil osteo-biológico. Centro de Análisis Forense y Ciencias Aplicadas, CAFCA. Ciudad de Guatemala, Guatemala.

Malgosa A, Armentano N, Galtés I, Jordana X, Subirana M, Gassiot E, Luna M, Lalueza C, Solé Q. 2010. La Antropología Forense al servicio de la justicia y la historia: las fosas de la Guerra Civil. En: Cuadernos de Medicina Forense 16 (1-2). p 65-79.

McKern TW, Stewart TD. 1957. Skeletal Age Changes in Young American Males, analyzed from the standpoint of Age Identification. Technical Report EP-45. Quartermaster Research and Development Command, Natick, MA.

Reverte JM. 1999. Antropología Forense. Segunda Edición, Ministerio de Justicia, Madrid.

Rodríguez JV. 1994. Introducción a la Antropología Forense. Departamento de Antropología. Universidad Nacional de Colombia, Santa Fé de Bogotá.

Sanabria C. 2010. Enciclopedia CCI - Criminalística, Criminología e Investigación – "Antropología Forense" II. Bogotá, Colombia, Sigma Editores, Primera Edición. p 703-732.

Scientific Working Group for Forensic Anthropology (SWGANTH). 2013. Resolving Commingled Human Remains. http://swganth.startlogic.com/Commingling%20Rev2.pdf

Steele D. McKern T.1969. Method for assessment maximum long bone length and living stature from fragmentary long bones. American Journal of Physical Anthropology.31:215-228.

Stewart T.D. 1979. Essentials of Forensic Anthropology, especially as developed in the United States. Charles C Thomas Pub Ltd.

Todd TW. 1920. Age changes in the pubic bone: The white male pubis. In: American Journal of Physical Anthropology 3. p 427-470.

Trotter M. 1970. Estimation of Stature from Intact Long Limb Bones. In T.D. Stewart (ed.) Personal Identification in Mass Disasters. Smithsonian Institution, Washington, DC. p 71-84.

Turner S. 1993. Definición y desarrollohistórico. En: Tesis de Licenciatura sobre Antropología Forense, Buenos Aires, Argentina.

Ubelaker D.H. 1990. J. Lawrence Angel and the Development of the Forensic Anthropology in the United States. In: A life in Science: Papers in Honor of L. Lawrence Angel. P 191-200.

Ubelaker D.H. 1995. Latest Development in skeletak biology and forensic anthropology. In: Biological Anthropology: the State of the Sciences. Boaz NT. Wolfe LD. International Institute for Human Evolutionary Research, Bend, OR. P 91-106.

Ubelaker D.H. 1996. Skeletons Testify: Anthropology in Forensic Science, AAPA Luncheon Adress: April 12, 1996. In: Yearbook of Physical Anthropology, 39. p 229-244.

Ubelaker D.H. 1999. Human Skeletal Remains – Excavation, Analysis, Interpretation. Taraxacum-Washington, Smiths. Inst. Manuals on Archaeology 2. p 129-130.

Ubelaker D.H. 2008. Forensic Anthropology: Methodology and diversity of applications. In: Biological Anthropology of the human skeleton. New Jersey: Wiley-Liss. p 41-69.

White TD, Folkens PA. 1991. Human Osteology. Academic Press, INC, San Diego, California, USA.

White TD, Folkens PA. 2005. The Human Bone Manual. Academic Press.

Wilkinson C. 2004. Forensic Facial Reconstruction. Cambridge Press.

CAPÍTULO 10. EL ANÁLISIS DE ADN COMO HERRAMIENTA DE LA ANTROPOLOGÍA FORENSE.

CAIO CESAR SILVA DE CERQUEIRA[1] Y VIRGINIA RAMALLO[2]

[1] Instituto Patagónico de Ciencias Sociales y Humanas. Centro Nacional Patagónico. CONICET. Argentina. splicinginminds@gmail.com.

[2] Instituto Patagónico de Ciencias Sociales y Humanas. Centro Nacional Patagónico. CONICET. Argentina. . ramallo@cenpat-conicet.gob.ar.

1. INTRODUCCIÓN

Como hemos visto en capítulos previos, uno de los objetivos de la Antropología Forense es auxiliar en la determinación de la identidad de un cadáver, a través del estudio de las variaciones cualitativas y cuantitativas de los caracteres humanos (Costa y Costa, 2011). Desde el siglo 19 se utiliza el sistema de huellas digitales (revisado en Hazarika y Russell, 2012) para la identificación civil y criminal de las personas. El análisis de ADN, más reciente, sólo se lleva a cabo en casos criminales más complejos, sobre todo cuando los exámenes dactiloscópico u odontológico no pueden aplicarse. En comparación con otros métodos, el análisis de ADN requiere mayor cantidad de tiempo y resulta más costoso. Además de la identificación criminal, existe una interesante discusión en la literatura científica sobre la utilización del perfil de ADN para la identificación de la población civil (Johnson y Williams, 2007).

Según la guía para identificación de víctimas de desastres de Interpol (Disaster Victim Identification Guide, 2009), existen tres métodos primarios utilizados para la identificación humana: Dactiloscopía, Odontología y ADN. La guía menciona además dos métodos adicionales útiles: registros médicos y marcas de nacimiento, así como el reconocimiento por parte de parientes del vestuario y objetos personales encontrados junto con la víctima. Es importante destacar que, en ausencia de la arcada dentaria del cuerpo, otros rasgos morfológicos y anatómicos -verificados mediante técnicas antropológicas de identificación- pueden proveer datos extremamente útiles para el análisis y clasificación de las diversas características (sexo, edad, ancestralidad y estatura, por

ejemplo). El objetivo es lograr una identificación única de la víctima examinada, sin ambigüedades y con la máxima seguridad, utilizando cuantos métodos fuesen necesarios para obtener resultados consistentes (Prinz et al., 2007).

En Brasil, la Antropología Forense es un área asociada mayormente a los institutos o departamentos médico-legales, los que incluyen también a la Odontología Legal, mientras que los análisis de ADN se realizan en institutos o departamentos autónomos. Sin embargo, los laboratorios de análisis forenses de ADN trabajan en estrecha colaboración con los laboratorios de antropología y viceversa, tal como ocurre en el sector de Antropología del Departamento Médico Legal de la ciudad de Vitória (Espírito Santo, Brasil) (Costa y Costa, 2011). También los servicios de Odontología Legal y Antropología Forense de la Policía Científica de los estados de Goiás y Rondônia, así como del Distrito Federal y de la Policía Federal Brasilera. La rutina de trabajo de identificación de víctimas de accidente o crímenes sigue las recomendaciones de la ya mencionada guía de Interpol (comunicación personal – ver agradecimientos). La identificación primaria se realiza mediante dactiloscopía y en los casos en que no es posible la aplicación de este método (cuerpos carbonizados, mutilados, putrefactos o esqueletizados), se procede a la Odontología Forense pudiendo incluirse técnicas adicionales de Antropología Forense. En caso de no conseguirse una identificación concluyente, el material biológico es encaminado al sector de análisis forense de ADN.

En América Latina, como en el resto del mundo, se utilizan y utilizaron técnicas antropométricas para la identificación humana (papiloscopia, odontología y análisis de ADN). Un ejemplo bien documentado fue el incendio del supermercado Ycuá Bolaños (Asunción, Paraguay), siniestro que se registró el 1 de agosto de 2004, con más de 400 muertos en la tragedia. El trabajo de peritaje incluyó un equipo multidisciplinario de expertos y técnicos de diferentes países de América Latina, Estados Unidos y España (Bezerra, 2005). Información adicional sobre los procedimientos técnicos utilizados están disponibles en *http://www.apcf.org.br/Portals/0/revistaAPCF/20.pdf*. Otras tragedias de grandes proporciones documentadas en la literatura científica sobre el tema de este capítulo fue el atentado de las Torres Gemelas el 11 de septiembre de 2001 en Estados Unidos, con cerca de 3.000 víctimas. En este caso, el peritaje llevó a optimizar algunos protocolos de identificación humana en gran desastres (Brenner y Weir, 2003; Bille et al., 2004; Marchi, 2004; Leclair et al., 2007). De cita obligada es también el trabajo ininterrumpido en la identificación de víctimas de la dictadura argentina (que se produjo entre los años 1976 a 1983) que tiene una importancia crucial en los

procesos judiciales, la defensa de los derechos humanos y la restitución de la identidad de los bebés secuestrados durante ese período, ayudando en el reencuentro con sus respectivas familias biológicas (Corach et al., 1997; Penchaszadeh y Schuler-Faccini, 2014; *http://www.abuelas.org.ar/english/history.htm*). Para lograr una identificación eficaz en tragedias y desastres en masa, hay protocolos rígidos y bien estandarizados que deben seguirse. En este capítulo serán mencionados algunos, además de dar una introducción general al análisis de ADN como herramienta de auxilio en la identificación humana.

2. USO DEL ADN EN LA PRÁCTICA FORENSE

La investigación a nivel de ADN ha revolucionado la ciencia molecular forense y la policía científica (Bauer, 2007). El principio básico de esta revolución reside en que cualquier resto biológico contiene ADN y mediante un análisis detallado, puede conocerse su origen en un individuo específico (Pena et al., 1995). Algunos ejemplos de las ventajas ofrecidas por esta individualidad genética son: identificación de víctimas de crímenes o de accidentes en masa o catástrofes naturales, identificación de criminales por vestigios en la escena del crimen, e investigación de paternidad o vinculación biológica familiar.

El repertorio de marcadores genéticos utilizados en las rutinas forenses ha crecido sustancialmente y diversos avances en esta área durante las últimas tres décadas han generado un notable progreso en las Ciencias Forenses. Uno de los primeros métodos genéticos para la identificación humana se basaba en la utilización de polimorfismos de tamaño analizando los fragmentos obtenidos por restricción enzimática (RFLP, por sus siglas en inglés, *Restriction Fragment Length Polymorphism*), con posterior análisis del número variable de repeticiones consecutivas (VNTR, por sus siglas en inglés, *Variable Number of Tandem Repeat*). También conocidos como minisatélites, los VNTRs son fragmentos de ADN de 8 a 100 pares de bases, que se repiten uno detrás de otro un número variable de veces (Butler, 2009; Goodwin et al., 2010). Estos marcadores fueron sustituidos algunos años después por el análisis de microsatélites o repeticiones cortas consecutivas (STR, por sus siglas en inglés, *Short Tandem Repeat*), fragmentos de ADN de 2 a 7 pares de bases que se repiten *in tandem* un número variable de veces (Butler, 2009). Este marcador genético se utiliza actualmente en los bancos de datos criminales y civiles en todo el mundo (Budowle y Van Daal, 2008; Goodwin et al., 2010; Jobim et al., 2012).

Los STRs presentan algunas ventajas en relación a los VNTRs. Por ejemplo, el menor tamaño del fragmento y la mayor capacidad de amplificación a través de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés, *Polymerase Chain Reaction*), lo que permite trabajar a partir de muestras de ADN incluso con relativo nivel de degradación (Budowle y Van Daal, 2008; Goodwin et al., 2010). El principio básico del estudio de repeticiones consecutivas es que son altamente polimórficas en las poblaciones humanas, de forma que el análisis forense de varios *loci* hace que sea estadísticamente improbable encontrar dos individuos con el mismo perfil genético. Para más detalles al respecto de marcadores polimórficos para identificación humana, consultar Butler (2009) o Goodwin et al. (2010).

Además de los STRs, otra alternativa en los test de identidad genética son los polimorfismos de un solo nucleótido (SNP, por sus siglas en inglés *Single Nucleotide Polymorphism*). Estos marcadores pueden ser autosómicos, informativos de ancestralidad y permitir la definición de los linajes uniparentales, tanto del ADN mitocondrial como del cromosoma Y e incluso brindar información para la predicción de fenotipos (Budowle y Van Daal, 2008; Kayser y Kniff, 2011; Phillips et al., 2012; Cho et al., 2014). Haciendo una comparación de los diferentes polimorfismos de análisis del ADN, la tipificación empleando VNTRs utiliza cerca de 6 *loci*, en promedio, con un excelente poder de diferenciación; en la tipificación por STRs se emplean de 10 a 22 *loci* y se estima que para obtener el mismo poder de diferenciación sería necesario analizar entre 20 a 100 SNPs (Dixon et al., 2005; Budowle y Van Daal, 2008; Pakstis et al., 2010; Cho et al., 2014). Los SNPs tiene bajo poder de diferenciación inter-individual (Goodwin et al., 2010), sin embargo, esta desventaja parece ser superada, ya que se han establecido y validado algunos *kits* de SNPs para identificación (Børsting et al., 2009; Pakstis et al., 2010; Wei et al., 2012) con excelentes parámetros de eficiencia forense (ver Box 1). Los SNPs requieren para la amplificación por PCR apenas de un fragmento de 60-80 pares de bases, mientras que para analizar STRs se necesita un fragmento de ~100-400 pares de bases (Budowle, 2004; Divne y Allen, 2005; Butler, 2009). La cantidad de ADN necesaria para algunos SNPs es del orden de los 100 picogramos o menos (Walsh et al., 2013) mientras que para STRs es de cerca de 0,5-1 nanogramos y para VNTRs de 10-25 nanogramos (Giusti y Budowle, 1995). Estas diferencias suelen volverse extremamente importantes al momento de analizar muestras muy degradadas, como las que se obtienen en contextos de desastres en masa y catástrofes naturales. Considerando sus beneficios, se han planteado discusiones en la literatura científica sobre la posible sustitución del uso

de STRs por SNPs en los bancos de datos policiales (Pakstis et al., 2010; Kayser y Knijff, 2011; Schneider, 2012), algo de que debe ser mejor discutido y evaluado, ya que las bases de datos forenses en todo el mundo se construyen desde hace años con perfiles de STRs.

Es importante mencionar que el número de STRs utilizados en la rutina forense depende de cuan raro es el perfil de ADN que se compara, es decir, depende del poder de discriminación (DP, por sus siglas en inglés, *discrimination power*) y de la probabilidad de coincidencia al azar (RMP, por sus siglas en inglés, *Random Match Probability,* o también conocido como *adventitious match*) calculada para el perfil genético. Para una mejor comprensión de algunos parámetros de eficiencia forense y como se realiza un cálculo de similitud genética entre dos individuos, en el Box 1 se resume una explicación general para una prueba de paternidad usando el análisis de STRs. Para lograr un buen poder en el análisis forense de víctimas de desastres en masa, la ISFG (*International Society of Forensic Genetics* - *http://www.isfg.org/*) recomendó el uso de 12 STRs más el locus de amelogenina (*locus* que posee una diferencia de 6 pares de bases en una región de los cromosomas X y Y, siendo posible determinar el sexo de la muestra analizada; ver detalles a continuación) (Prinz et al., 2007). El CODIS (*Combined DNA Index System*, del *Federal Bureau of Investigation* o FBI) es un sistema/software que integra la base de datos de ADN de la justicia penal en los Estados Unidos (*http://www.fbi.gov/about-us/lab/biometric-analysis/codis/codis-and-ndis-fact-sheet*). Utiliza un conjunto básico de 13 *loci* de STRs ya estandarizado (Budowle et al., 1999). De estos 13 *loci*, Butler (2009) recomienda que, en casos forenses con material biológico degradado, sean analizados al menos 10 STRs. En cualquier caso, el profesional forense debe conocer los parámetros estadísticos ideales para un buen análisis. Para mayor información sobre los *loci* de STRs utilizados en Europa, puede accederse al sitio *http://www.cstl.nist.gov/strbase/coreSTRs.htm*. Actualmente, hay *kits* de amplificación multiplex disponibles para la venta con 16 STRs (Greenspoon et al, 2004; Collins et al, 2004) e incluye STRs adicionales existentes en el CODIS, aumentando la eficiencia y el poder del análisis. GlobalFiler es uno de los *kit* más recientes (Hennessy et al, 2014), que incluye 21 *loci* de tipo STR autosómicos y 3 marcadores determinantes del sexo.

Como los bancos de datos policiales y/o civiles son alimentados con perfiles del STRs, para estudiar muestras degradadas se desarrollaron marcadores miniSTRs (para mayor información, acceder al sitio *http://www.cstl.nist.gov/biotech/strbase/miniSTR/timeline.htm*). La idea general es llevar a cabo la amplificación por PCR de productos más pequeños usando *primers* más cercanos a

la región de repetición del STR, disminuyendo el tamaño del amplicón (Wiegand y Kleiber, 2001; Butler et al., 2003; Dixon et al., 2006; Hill et al., 2009) y reteniendo la misma información que el STR convencional. Esta técnica ha mostrado mejores resultados en la recuperación del perfil genético de muestras degradadas (Butler, 2007). Alternativamente, existe también el nuevo *kit* con 23 Y-STRs (Thompson et al., 2013), muy útil para dilucidar los casos de mezclas de ADN de ambos sexos. Para obtener información más detallada acerca de los miniSTRs y STRs en general, a través del sitio *http://www.cstl.nist.gov/strbase/*, se puede acceder a la base de datos de los STRs, con informaciones actualizadas acerca de estos marcadores genéticos utilizado ampliamente en la ciencia forense. Para datos acerca de los STRs exclusivos del cromosoma Y, puede consultarse el sitio *http://yhrd.org/*.

Además de los marcadores genéticos mencionados anteriormente, también se analizan las pequeñas inserciones/deleciones (entre 2-6 pares de bases) del genoma, conocidas como marcadores INDEL (Pereira et al., 2009; Mullaney et al., 2010; Li et al., 2012; LaRue et al., 2014), útiles para la identificación humana. Estos marcadores pueden lograr un excelente poder de discriminación (por ejemplo, la frecuencia combinada del perfil genético llega a $1,67 \times 10^{-14}$ - $2,12 \times 10^{-15}$) que, como hemos visto, es uno de los parámetros estadísticos básicos para evaluar la eficiencia forense de un marcador genético y que es esencial para la caracterización de un polimorfismo para identificación, siendo también útil para las muestras degradadas (Pereira et al., 2009; Oka et al., 2014). Alternativamente, mediante el análisis por secuenciación del ADN mitocondrial (revisado en Parson et al., 2014), es posible conocer cada nucleótido y comprobar el linaje materno de la persona. Es importante mencionar que este análisis puede ser utilizado en casos de restos humanos esqueletizados, bastando la raíz del cabello o con muestras con niveles bajos de ADN nuclear, ya que hay centenas de mitocondrias en cada célula del cuerpo y cada una de estas mitocondrias puede contener múltiples copias del linaje materno (Roewer, 2013). Se secuencia ~300 pares de bases de las regiones HVS I y HVS II (por sus siglas en inglés, *HiperVariable Segments I and II*, respectivamente) y, en algunos casos, 250 pb de la región HVS III. Estos segmentos tienen un alto nivel de variación genética, como su nombre lo indica. Mediante la comparación con una secuencia de referencia pueden describirse las diferencias encontradas a nivel nucleotídico (Goodwin et al., 2010). Puede consultarse Bandelt et al. (2012) o Parson et al. (2014) para algunos métodos actualizados de análisis de ADN mitocondrial. Existen centenas de haplotipos ya descritos, encontrándose informaciones adicionales sobre el análisis de ADN mitocondrial y SNPs para el área

forense en los siguientes enlaces: *http://empop.org/* y *http://www.cstl.nist.gov/div831/strbase/SNP.htm*, respectivamente. Otras fuentes también interesantes sobre las variantes genéticas y haplotipos de ADN mitocondrial son los sitios *https://www.mitomap.org/MITOMAP* y *http://www.phylotree.org*.

En genética forense se están desarrollando nuevas metodologías y otras se están mejorando. Recientemente, Keating et al., (2013) y Allen et al. (2013) presentaron datos que permiten la realización simultánea de identificación humana, predicción de fenotipos e información de la ascendencia de la muestra en un único análisis. Según Børsting et al. (2014), lo ideal sería conseguir consensuar un panel de análisis combinados con diferentes tipos de marcadores genéticos. En este mismo capítulo hablaremos sobre el análisis de ADN para la predicción de fenotipos que, aunque todavía no está largamente disponible aún para su uso práctico en la rutina forense, promete avances en un futuro cercano.

BOX 1. Parámetros de eficiencia forense en la identificación humana y cómo interpretar los cálculos de una prueba de paternidad

Para realizar un buen análisis forense utilizando ADN existen parámetros mínimos matemáticos y estadísticos que deben ser observados. Uno de esos parámetros de eficiencia forense es la probabilidad de coincidencia al azar de un perfil genético (RMP), es decir, la chance que dos individuos no relacionados compartan el mismo perfil de ADN (Jobling y Gill, 2004). Por ejemplo, la probabilidad que coincida el genotipo de dos individuos en los 13 loci de STR del CODIS es superior a 1 en 1 mil millones o 10^{-9} *(Roewer, 2013). Para calcular la RMP (Random Match Probability) es necesario conocer las frecuencias alélicas de los marcadores analizados en la población. Esta frecuencia puede cambiar dependiendo de la población de referencia utilizada (por ejemplo, entre europeos, africanos, amerindios y asiáticos), de ahí la importancia crucial de utilizar una base de datos específica y de contar con un profesional forense con conocimiento actualizado de la genética de poblaciones y de los principios de Hardy-Weinberg (Goodwin et al., 2010).*

De acuerdo con este postulado, en una población en equilibrio, las frecuencias genotípicas se basan en las frecuencias de alelos y serán p^2*,* $2pq$ *y* q^2 *(para homocigotos p, heterocigotos y homocigotos q, respectivamente). Esta frecuencia del genotipo (FG) por locus se usa para calcular la frecuencia combinada de un perfil genético específico (FP). Debe multiplicarse el FG de cada locus y el valor total obtenido es el valor de FP, este cálculo se llama la regla del producto. Con el valor de la*

FP puede calcular RMP = 1/FP. Para conocer el RMP de cada locus, simplemente se calcula 1/FG. El poder de discriminación (DP) se define como la probabilidad de que dos individuos tomados al azar tengan diferentes genotipos y se calcula también a partir del FP (DP = 1 - FP), siendo también posible calcular este poder por locus. Por lo general, el DP se multiplica por 100 para expresarlo en porcentaje. Es importante saber que estos cálculos matemáticos presentan ciertas limitaciones y se aplican usualmente correcciones, pero este tópico está fuera del alcance de este capítulo. Por lo tanto, para obtener más informaciones y conocer acerca de otros análisis relacionados con casos más complejos, por favor consulte Butler (2009) o Goodwin et al. (2010).

En un análisis de paternidad se calcula el Índice de paternidad (IP) para cada locus analizado, el Índice combinado de paternidad (ICP) y la probabilidad acumulada positiva de la paternidad (W). IP es igual a X dividido por Y, donde X es la probabilidad de transmisión del alelo materno (m) multiplicado por la probabilidad de transmisión del alelo obligatorio paterno (p) e Y es la probabilidad de transmisión del alelo materno (m) multiplicada por la frecuencia del alelo paterno en la población del mismo origen (f). (Fórmula: IP = X / Y o IP = m.p / m.f). Las probabilidades de transmisión de alelos "m" o "p" pueden tener valor 1 (cuando la madre o el padre son homocigotos) o 0,5 (cuando la madre o el padre son heterocigotos). Ejemplo: Si un padre alegado en particular es homocigoto y la madre es homocigota y la frecuencia de un alelo particular (considerado alelo paterno obligatorio) en una región (estado, país, etc) es de 0,125, entonces: IP = 1.1 / 1.0,125 = 8. Si el supuesto padre es heterocigoto para ese mismo locus, entonces: IP = 1.0,5 / 1.0,125 = 4.

El Índice combinado de paternidad (ICP) se calcula multiplicando el índice de paternidad (IP) para varios loci genéticos. Ejemplo: ICP = 8.4.3.2.3.1,5.2.3.1,5 = 7776 para 9 loci. El Índice de paternidad puede ser fraccionado. Para calcular la Probabilidad acumulada de paternidad (W) se usa la Probabilidad a priori de la paternidad (PP) y el Índice combinado de paternidad (ICP). La probabilidad a priori de la paternidad es de 0,5 (o 50%) y se refiere a la probabilidad de 50% de que el padre alegado sea realmente el padre biológico del niño en cuestión, un valor que garantiza la imparcialidad. Ejemplo utilizando el ICP de 7776, previamente calculada: W = (PP).(ICP) / [(PP).(ICP) + (1 - PP)] = (0,5).(7776) / [(0,5).(7776) + (1 - 0,5)] = 0,99987 o 99,987% (en porcentaje). El valor obtenido en el ejemplo indica que es prácticamente seguro que el padre alegado sea realmente el padre biológico.

A nivel internacional, se acepta como "paternidad probable" un porcentaje entre 90 a 94,9%; como "fuerte indicio de paternidad", entre 95-99% y como "paternidad muy cierta", por encima del

99%. Si en un locus no se genotipa uno de los alelos del supuesto padre no se puede calcular IP y por lo tanto se considera exclusión de paternidad. W e IP también pueden conocerse utilizando los parientes del padre alegado, cuando este no se encuentra o ha fallecido. En estos casos, el cálculo puede diferir de la fórmula dada anteriormente. Estos cálculos también pueden ser útiles para comparar el ADN extraído de restos humanos en desastres naturales y tragedias con ADN de los familiares de las víctimas. En general, si un perfil de ADN consiste en una combinación de genotipos extremadamente raros, diríamos que la evidencia es muy fuerte. Si el perfil no es raro, se supone que la suerte puede ser responsable por la coincidencia de los perfiles genéticos. Para obtener informaciones más detalladas, por favor consulte las referencias citadas anteriormente en este Box o Jobim et al. (2012).

Texto modificado de "Como interpretar os cálculos de um teste de paternidade", escrito por Caio Cesar Silva Cerqueira y disponible en http://www.portaleducacao.com.br/biologia/artigos/23853/como-interpretar-os-calculos-de-um-teste-de-paternidade.

3. TÉCNICAS AVANZADAS EN EL ANÁLISIS DE ADN

Como ya se ha mencionado, el primer paso en el análisis de una muestra de ADN encontrada en la escena de un crimen o en el contexto de un desastre natural, es la generación de un perfil de STRs mediante *kits* de amplificación en multiplex. En caso que el perfil obtenido no corresponda con ninguno de los almacenados en bancos de datos civiles ni criminales (cuando se cuenta con ellos), cualquier información adicional se torrna extremadamente valiosa (Jobling y Gill, 2004; Rohlfs et al., 2012), incluyendo la de predicción de fenotipos (Tully, 2007). Se espera que en un futuro cercano se cuente con mayor confiabilidad en la predicción de características externas visibles (comúnmente referidas por la sigla EVCs, del inglés, *Externally visible characteristics*), mediante una tecnología conocida como Fenotipado Forense a través del ADN (de las siglas en inglés, FDP – *Forensic DNA Phenotyping*) (Koops y Schellekens, 2008; Kayser y Schneider, 2009; Kayser y Knijff, 2011).

Hoy, la única información fenotípica que puede obtenerse a través de un perfil convencional de STR es el sexo biológico. Uno de los *loci* analizados es el de la amelogenina, que está presente tanto en mujeres como en hombres, pero la copia en el cromosoma X, a diferencia de la del cromosoma Y, posee una deleción de 6 pares de bases, haciendo posible diferenciar entre un cariotipo

XY y uno XX (Goodwin et al., 2010). Los STRs comúnmente analizados se localizan predominantemente en regiones no-codificantes y los *kits* comerciales utilizados en la práctica forense no permiten conocer ninguna otra característica física. Mediante el análisis de SNPs, pueden estimarse algunas informaciones fenotípicas acerca de la persona de la que provino la muestra de ADN. Las investigaciones en esta área se concentran en los siguientes rasgos: color de ojos, color de cabellos, estimación de edad y altura del individuo, entre otros. Así, en la fase de investigación policial, la FDP como herramienta podría aportar datos para reducir el número de sospechosos de un crimen, procediendo luego al análisis convencional de STRs. Sin embargo, dado que ésta tecnología aún se encuentra en desarrollo, es importante aclarar que no está siendo utilizado ningún método predictivo en la rutina forense. La legislación al respecto es omisa y en la mayoría de los países el debate aún no ha comenzado. Las dos naciones más avanzadas en la aplicación práctica de esta tecnología son Holanda y Reino Unido (consultar Koops y Schellekens, 2008 para más detalles), con algunos casos ya descritos sobre predicción de fenotipos de pigmentación.

4. PIGMENTACIÓN HUMANA

De todas nuestras características físicas visibles, se espera que los rasgos de pigmentación, especialmente de los ojos y el cabello, sean los más promisorios para la predicción de fenotipos a través del ADN (Kayser y Schneider, 2009; Branicki et al., 2011; Draus-Barini et al., 2013; Walsh et al., 2013). En la literatura científica ya se propusieron algunos métodos para dicha predicción. En Cerqueira et al. (2012), se estudiaron más de 120 SNPs a partir de diferentes secuencias genéticas publicadas online. Algunas de ellas corresponden a renombrados investigadores, tales como James Watson y Craig Venter, quienes donaron voluntariamente su material genético y la información se encuentra disponible en forma pública. Mediante un simple análisis con marcadores de tipo SNPs, pudieron estimarse rasgos físicos como el color de la piel, de los ojos, del cabello y la presencia o ausencia de pecas. Posteriormente, se comparó la estimativa con las características físicas reales de los investigadores a través de fotografías también disponibles en internet. El fundamento de este método es la verificación del efecto aditivo funcional de cada base nucleotídica estudiada. Aunque simple, este procedimiento ya fue utilizado por otros grupos de investigación para intentar predecir el aspecto físico de homínidos arcaicos (Meyer et al., 2012; Raghavan et al., 2014).

Un grupo de investigadores del Instituto Erasmus de Holanda (Walsh et al., 2013) describió un protocolo de análisis simultáneo de 23 SNPs y 1 INDEL (polimorfismo del inserción-deleción) y su

correspondiente poder de predicción para el color de ojo y cabello. Los autores presentan una tabla en la que es posible colocar el genotipo de un individuo para los 24 marcadores y, a partir de esos datos, generar un *output* indicando cuál es la característica de pigmentación más probable. Esta tecnología, llamada "HIrisplex", está patentada. Holanda fue el primer país del mundo en permitir, regulado por ley desde 2003, la predicción de EVCs a partir de ADN para casos forenses (Kayser y Schneider, 2009). Más recientemente, el consorcio VisiGen (*International Visible Traits Genetics*) presentó la primera herramienta de diagnóstico *all-in-one* para área forense, es decir, un chip que permite inferir simultáneamente la ascendencia biogeográfica, el sexo, la apariencia y el posible parentesco de la muestra estudiada (Keating et al., 2013). Sin duda, la expectativa de poder conocer rasgos fenotípicos a través del análisis de ADN se está volviendo cada vez más real y para las características de pigmentación las estimaciones son cada vez más exactas.

5. Estimativa de altura a través del ADN

En el año 2008 se caracterizaron 54 marcadores genéticos para altura a través de estudios de asociación de genoma completo (*Genome Wide Association* o 'GWAs') (Gudbjartsson et al., 2008; Lettre et al., 2008; Weedon et al., 2008). Aulchenko et al. (2009) compararon algunos métodos para predicción de altura, incluidos los 54 SNPs antes citados y concluyeron que nuestra comprensión de este rasgo aún es limitada, pues los marcadores explican sólo una pequeña proporción de la varianza en las poblaciones investigadas (4-6%). En 2010, los miembros del consorcio GIANT (*Genetic Investigation of ANthropometric Traits*) describieron 180 SNPs asociados con altura en un análisis de *genome-wide-association* (Lango-Allen et al., 2010). Sin embargo, estas variantes continúan siendo poco representativas de la varianza para este rasgo (10,5%). Los métodos disponibles hasta el momento están lejos de alcanzar una posible aplicación en la rutina forense, pero se están desarrollando nuevos estudios (Liu et al., 2014) a fin de reunir más información sobre los factores genéticos con valor predictivo para altura.

6. Estimativa de edad a través del ADN

Aunque no cuentan con gran aceptación, existen seis métodos propuestos para realizar esta estimativa. Cuatro de ellos ya están siendo discutidos desde hace algún tiempo por la comunidad científica y son: a) la taza de racemización del ácido aspártico, considerado el patrón oro (*Gold standard*) (Dobberstein et al., 2010; Meissner y Ritz-Timme, 2010); b) la cuantificación de los productos

finales del proceso de glicación avanzada (Petrovic et al., 2005; Pilin et al., 2007); c) la cuantificación de una deleción de 4.977 pares de bases en el ADN mitocondrial, debido a la acción continua de los radicales oxidativos (Meissner et al., 2008; Ye et al., 2008); y d) la disminución de los telómeros por cada división de las células somáticas (von Zglinicki y Martín-Ruiz, 2005; Cawthon, 2009). Existen varias limitaciones asociadas y para su efectiva aplicación se recomienda una padronización rígida de los numerosos protocolos existentes. Entre las limitaciones principales, podemos citar la posible interferencia por algunas enfermedades del individuo en estudio (Polisecki et al., 2004; von Figura et al., 2009) o el nivel de degradación pos-mortem del material biológico (Meissner et al., 1999). Algunas diferencias en la estimación de edad también dependen de diversos factores ambientales a los que el cuerpo pudo haber estado expuesto (Berneburg et al., 2004; Dobberstein et al., 2008), así del procedimiento técnico utilizado (Meissner y Ritz-Timme, 2010). A pesar de ello, cada una de las técnicas han demostrado buenos niveles de correlación (r) con la edad al momento de la muerte: 0,87 para el análisis de ADN mitocondrial; 0,83 para el análisis de longitud de los telómeros; 0,99 con la racemización del ácido aspártico y 0,90 con el análisis de productos finales de glicación avanzada. A partir de estas correlaciones se derivan fórmulas matemáticas para estimar la edad, tal como se presenta en el trabajo de Tsuji et al. (2002). Los valores de r mencionados antes dependen mucho de la calidad del material biológico usado (Meissner y Ritz-Timme, 2010).

Otros dos métodos propuestos más recientemente son la estimativa de edad a partir de moléculas de ADN episomales provenientes de re-arreglos del material genómico en regiones codificantes de los receptores de células T y la estimativa a través de mecanismos epigenéticos. El análisis de episomos fue propuesto en 2010 (Zubakov et al., 2010) y consiste en su cuantificación, ya que el número disminuye linealmente con la edad. Los métodos epigenéticos son discutidos desde el año 2006 (Wojdacz y Hansen, 2006) y el último propuesto (Yi et al., 2014) consiste en cuantificar el nivel de metilación de las bases citosina en puntos específicos del genoma. La adición de grupos metilo es el principal mecanismo epigenético y disminuye o aumenta con la edad, dependiendo de la región del genoma analizada. Este método de estimación posee una buena exactitud (91,8%) y parece ofrecer grandes perspectivas. Todos los métodos aquí resumidos son alternativas posibles para estimar la edad de un individuo, pero es necesario destacar que ninguno de ellos se aplica en la práctica y aún están sujetos a ajustes.

7. OTROS FENOTIPOS DE POSIBLE INFERENCIA A PARTIR DEL ADN

Epigenética es una disciplina relativamente reciente que se ha mostrado muy promisoria para las Ciencias Forenses. Además de su empleo para la estimación de edad resumida en el punto anterior, el estudio de los patrones de metilación de las bases citosina se ha discutido en la literatura como una posibilidad para diferenciar a los gemelos idénticos (Fraga et al., 2005; Kaminsky et al., 2009; Li et al., 2013). Esta aplicación es de gran interés, ya que existen muy pocos protocolos que permita realizar tal hazaña con un grado razonable de certeza. Otros métodos para diferenciar gemelos se basan en pequeños cambios en la secuencia de ADN, específicamente SNPs (Krawczak et al., 2012; Weber-Lehmann et al., 2014).

Entre otros fenotipos foco de estudios de predicción podemos citar la calvicie (Hillmer et al., 2008; Richards et al., 2008), la forma del cabello (Fujimoto et al., 2008; Medland et al., 2009) y ciertas características faciales (Liu et al., 2012; Paternoster et al., 2012; Claes et al., 2014). A pesar de los muchos avances, aún es necesaria una extensa validación de los diversos protocolos existentes y estudios más específicos que concreten las perspectivas.

a. CONSIDERACIONES SOBRE LA PREDICCIÓN DE FENOTIPOS EN POBLACIONES LATINOAMERICANAS

En muestras de poblaciones derivadas de largos procesos de mestizaje, como las latinoamericanas, la validación y aplicación práctica de los análisis estimativos de fenotipos a partir del ADN puede ser aún más compleja y existen escasos estudios sobre el *background* genético de ciertas características físicas. Un ejemplo de complejidad es que los marcadores genéticos de pigmentación de piel clara entre poblaciones europeas y asiáticas no son completamente iguales, lo que indica un fenómeno de convergencia evolutiva en el cual un mismo fenotipo fue seleccionado en poblaciones distintas por mecanismos total o parcialmente diferentes (McEvoy et al., 2006; Norton et al., 2007). Aún no se sabe si este fenómeno también habría ocurrido en poblaciones mestizas como la latinoamericana y, por ende, tampoco es posible saber si los mismos marcadores genéticos tienen validez.

El trabajo desarrollado por el consorcio CANDELA es uno de los ejemplos de estudios para avanzar en la aplicación del fenotipado forense (*http://www.ucl.ac.uk/silva/candela*). Este proyecto tiene como objetivo analizar la diversidad biológica de las poblaciones latinoamericanas, a fin de

obtener una caracterización genética más sistematizada de la variación fenotípica normal, considerando a su vez la dinámica de mestizaje. Participan en este consorcio investigadores de Argentina, Brasil, Chile, Colombia, México, Reino Unido y Perú. Con excepción de Argentina y Reino Unido, se colectó en cada país información de 1500 voluntarios, desde material biológico (10ml de sangre para análisis de ADN), variables antropométricas (peso, altura, circunferencia cefálica, de cadera y cintura), medición indirecta de la pigmentación de la piel por reflectancia, tamaño de la boca (distancia Chelion-Chelion), entre otras medidas cuantitativas y cualitativas. Las primeros resultados fueron publicados en el artículo de Cerqueira et al. (2014), estudiando marcadores genéticos del color de la piel con potencial uso en la Ciencia Forense. Otro trabajo del mismo consorcio (Ruiz-Linares et al., 2014), resume los resultados del análisis de las diversas variables fenotípicas en relación a la ancestría. Actualmente, están siendo analizados 700.000 SNPs para verificar cuales están asociados significativamente con los rasgos físicos arriba mencionados. Investigaciones como esta son producto de un nuevo momento en las Ciencias Forenses y en la comunidad científica como un todo, que pondera el factor del mestizaje para estudios poblacionales.

8. Aspectos éticos

Un interesante hecho a ser mencionado sobre la predicción de características físicas es la discusión ética que suscita. A los ojos de un especialista en derecho y legislación, pero lego en genética, cualquier conexión entre el ADN y los caracteres fenotipícos puede acarrear una preocupación inmediata sobre la eugenesia y otros problemas históricos de segregación asociados al mal empleo de datos biológicos, por lo menos en sociedades donde el estado de derecho no está plenamente garantizado. Una comisión de genética humana del Reino Unido elaboró un informe que plantea cuestiones éticas sobre el uso de la información genética para predecir las características físicas de una persona. Algunas de estas consideraciones fueron mencionadas por Tully (2007), Kayser y Schneider (2009) y Schneider (2012). El principal argumento a favor del fenotipado forense a través del ADN es que la pigmentación de la piel, ojos y cabellos, por ser características visibles externamente, no necesitarían de confidencialidad, son fenotipos obvios que cualquier persona puede percibir (Budowle y Van Daal, 2008). Además, el fenotipado forense (que se basa principalmente en el uso de SNPs) sería una poderosa herramienta de investigación policial (Budowle y Van Daal, 2008; Kayser y Knijff, 2011). En la realidad la discusión es un poco más compleja, pues muchos genes de pigmentación son también predictores de susceptibilidad al cáncer de piel y otras patologías y tiene

impacto sanitario. Sin embargo, también es razonable suponer que una prueba técnico-científica (perfil de un sospechoso generado a partir de un test de fenotipado a través del ADN colectado en la escena de un crimen, por ejemplo) está menos sujeta a errores que un retrato hablado, generado a partir de la descripción subjetiva de los testigos (Spinney, 2008). En este aspecto, puede preverse que serán cometidas menos injusticias y se optimizaran recursos públicos en la búsqueda de criminales cuando las técnicas de predicción de fenotipos se utilicen a diario en la rutina forense. Para finalizar, es importante destacar que muchos obstáculos técnicos están siendo superados para que la predicción fenotípica para uso forense sea un hecho y que los aspectos éticos y legales relacionados al tema deben siempre ser discutidos y aprobados por foros especializados y por la sociedad civil.

AGRADECIMIENTOS

A los peritos Médico Legista Aluisio Trindade Filho (Policía Civil del Distrito Federal, Brasil), los Peritos Criminales Guilherme da Silveira Jacques (Policía Federal Brasilera), Rhonan F. Silva (Policía Científica del estado de Goiás, Brasil) y a Talita Lima de Castro (Policía Científica del estado de Rondônia, Brasil) por el intercambio de experiencias e informaciones con respecto al uso de técnicas antropológicas en la policía científica brasileña. A Víctor Acuña-Alonzo por la revisión y traducción del portugués.

BIBLIOGRAFÍA CITADA.

Allen M, Nilsson M, Havsjö M, Edwinsson L, Granemo J, et al. 2013. Haloplex and MiSeq NGS for simultaneous analysis of 10 STRs, 386 SNPs and the complete mtDNA genome, Presentation at the 25th Congress of the International Society for Forensic Genetics. Melbourne.

Aulchenko YS, Struchalin MV, Belonogova NM, Axenovich TI, Weedon MN, et al. 2009. Predicting human height by Victorian and genomic methods. Eur J Hum Genet. 17(8):1070-1075.

Bandelt HJ, van Oven M, Salas A. 2012. Haplogrouping mitochondrial DNA sequences in Legal Medicine/Forensic Genetics. Int J Legal Med. 126(6):901-16.

Bauer M. 2007. RNA in forensic science. Forensic Sci Int Genet. 1:69-74.

Berneburg M, Plettenberg H, Medve-König K, Pfahlberg A, Gers-Barlag H, et al. 2004. Induction of the photoaging-associated mitochondrial common deletion in vivo in normal human skin. J Invest Dermatol. 122:1277–1283.

Bezerra, CC. 2005. Metodologia de atuação pericial em desastre de massa: relato do caso Paraguai. Revista Perícia Federal da Associação dos Peritos Criminais Federais do Brasil. 20: 6-10.

Bille T, Wingrove R, Holland M, Holland C, Cave C et al. 2004. Novel method of DNA extraction from bonés assisted DNA identification of World Trade Center victims. Prog. Forensic Genet. 10: 553–555.

Børsting C, Fordyce SL, Olofsson J, Mogensen HS, Morling N. 2014. Evaluation of the Ion Torrent™ HID SNP 169-plex: A SNP typing assay developed for human identification by second generation sequencing. Forensic Sci Int Genet. 12:144-54.

Børsting C, Rockenbauer E, Morling N. 2009. Validation of a single nucleotide polymorphism (SNP) typing assay with 49 SNPs for forensic genetic testing in a laboratory accredited according to the ISO 17025 standard. Forensic Sci Int Genet. 4(1):34-42.

Branicki W, Liu F, van Duijn K, Draus-Barini J, Póspiech E, et al. 2011. Model-based prediction of human hair color using DNA variants. Hum Genet. 129:443-454.

Brenner CH, Weir BS. 2003. Issues and strategies in the DNA identification of World Trade Center victims. Theor Popul Biol. 63(3):173-8.

Budowle B, Moretti TR, Baumstark AL, Defenbaugh DA, Keys KM. 1999. Population data on the thirteen CODIS core short tandem repeat loci in African Americans, U.S. Caucasians, Hispanics, Bahamians, Jamaicans, and Trinidadians. J Forensic Sci. 44(6):1277-86.

Budowle B, Van Daal A. 2008. Forensically relevant SNP classes. Biotechniques. 44(5):603-608.

Budowle B. 2004. SNP typing strategies. Forensic Sci Int. 146:S139-S142.

Butler JM, Shen Y, McCord BR. 2003. The development of reduced size STR amplicons as tools for analysis of degraded DNA. J Forensic Sci. 48:1054-1064.

Butler JM. 2007. Short tandem repeat typing technologies used in human identity testing. Biotechniques. 43(4):ii-v.

Butler JM. 2010. Fundamentals of forensic DNA typing. USA: Elsevier.

Cawthon RM. 2009. Telomere length measurement by a novel monochrome multiplex quantitative PCR method. Nucleic Acids Res. 37:e21.

Cerqueira CCS, Hünemeier T, Gomez-Valdes JA, Ramallo V, et al. 2014. Implications of the admixture process in skin color molecular assessment. Plos One. 9(5):e96886.

Cerqueira CCS, Paixão-Côrtes VR, Zambra FMB, Salzano FM, Hunemeier T, et al. 2012. Predicting Homo Pigmentation Phenotype Through Genomic Data: From Neanderthal to James Watson. Am J Hum Biol. 24(5):705-709.

Cho S, Yu HJ, Han J, Kim Y, Lee J, et al. 2014. Forensic application of SNP-based resequencing array for individual identification. Forensic Sci Int Genet. 13C:45-52.

Claes P, Liberton DK, Daniels K, Rosana KM, Quillen EE, et al. 2014. Modeling 3D facial shape from DNA. PLoS Genet. 20; 10(3):e1004224.

Collins PJ, Hennessy LK, Leibelt CS, Roby RK, Reeder DJ, et al. 2004. Developmental validation of a single-tube amplification of the 13 CODIS STR loci, D2S1338, D19S433, and amelogenin: the AmpFlSTR Identifiler PCR Amplification Kit. J Forensic Sci. 49(6):1265-77.

Corach D, Sala A, Penacino G, Iannucci N, Bernardi P, et al. 1997. Additional approaches to DNA typing of skeletal remains: the search for "missing" persons killed during the last dictatorship in Argentina. Electrophoresis. 18:1608–1612.

Costa LRS, Costa BM. 2011. A perícia médico-legal. Campinas: Millenium.

Disaster Victim Identification Guide (DVI). 2009. Interpol.

Divne AM, Allen M. 2005. A DNA microarray system for forensic SNP analysis. Forensic Sci Int. 154:111-121.

Dixon LA, Dobbins AE, Pulker HK, Butler JM, Vallone PM, et al. 2006. Analysis of artificially degraded DNA using STRs and SNPs—results of a collaborative European (EDNAP) exercise. Forensic Sci Int. 164:33-44.

Dixon LA, Murray CM, Archer EJ, Dobbins AE, Koumi P, et al. 2005. Validation of a 21-locus autosomal SNP multiplex for forensic identification purposes. Forensic Sci Int. 154(1):62-77.

Dobberstein RC, Huppertz J, von Wurmb-Schwark N, Ritz-Timme S. 2008. Degradation of biomolecules in artificially and naturally aged teeth: Implications for age estimation based on aspartic acid racemization and DNA analysis. Forensic Sci Int. 179:181–191.

Dobberstein RC, Tung SM, Ritz-Timme S. 2010. Aspartic acid racemisation in purified elastin from arteries as basis for age estimation. Int J Legal Med. 124:269–275.

Draus-Barini J, Walsh S, Pośpiech E, Kupiec T, et al. 2013. Bona fide colour. Investig Genet. 4(1):3.

Fraga MF, Ballestar E, Paz MF, Ropero S, Setien F, et al. 2005 Epigenetic differences arise during the lifetime of monozygotic twins. Proc Natl Acad Sci USA. 102(30):10604–10609.

Fujimoto A, Kimura R, Ohashi J, Omi K, Yuliwulandari R, et al. 2008. A scan for genetic determinants of human hair morphology: EDAR is associated with Asian hair thickness. Hum Mol Genet. 17(6): 835–843.

Giusti AM, Budowle B. 1995. Chemiluminescence-based detection system for human DNA quantitation and restriction fragment length polymorphism (RFLP) analysis. Appl Theor Electrophor. 5:89-98.

Goodwin W, Linacre A, Hadi S. 2010. An introduction to forensic genetics. 2nd edition. UK: Wiley Blackwell.

Greenspoon SA, Ban JD, Pablo L, Crouse CA, Kist FG, et al. 2004. Validation and implementation of the PowerPlex 16 BIO System STR multiplex for forensic casework. J Forensic Sci. 49(1):71-80.

Gudbjartsson DF, Walters GB, Thorleifsson G, Stefansson H, Halldorsson BV, et al. 2008. Many sequence variants affecting diversity of adult human height. Nat Genet. 40:609–615.

Hazarika P, Russell DA. 2012. Advances in fingerprint analysis. Angew Chem Int Ed Engl. 51(15):3524-31.

Hennessy LK, Mehendale N, Chear K, Jovanovich S, Williams S, et al. 2014. Developmental validation of the GlobalFiler(®) express kit, a 24-marker STR assay, on the RapidHIT(®) System. Forensic Sci Int Genet. 13:247-58.

Hill CR, Butler JM, Vallone PM. 2009. A 26plex autosomal STR assay to aid human identity testing. J Forensic Sci. 54(5):1008-15.

Hillmer AM, Brockschmidt FF, Hanneken S, Eigelshoven S, Steffens M, et al. 2008. Susceptibility variants for male-pattern baldness on chromosome 20p11. Nat Genet. 40(11):1279–1281.

Jobim LF, Costa LRS, Silva M. 2012. Identificação humana – Identificação Médico Legal, Perícias Odontológicas, Identificação Humana pelo DNA. Millennium Editora. 2ª Edição. Série Tratado de Perícias Criminalísticas – organizador: Domingos Tocchetto.

Jobling MA, Gill P. 2004. Encoded evidence: DNA in forensic analysis. Nat Rev Genet. 5(10):739-51.

Johnson P, Williams R. 2007. European securitization and biometric identification: the uses of genetic profiling. Ann Ist Super Sanita. 43(1):36-43.

Kaminsky ZA, Tang T, Wang SC, Ptak C, Oh GH, et al. 2009. DNA methylation profiles in monozygotic and dizygotic twins. Nat Genet. 41(2):240–245

Kayser M, Knijff P. 2011. Improving human forensics through advances in genetics, genomics and molecular biology. Nat Rev Genet. 12:179–192.

Kayser M, Schneider PM. 2009. DNA-based prediction of human externally visible characteristics in forensics: Motivations, scientific challenges, and ethical considerations. Forensic Sci Int Genet. 3:154–161.

Keating B, Bansal AT, Walsh S, Millman J, Newman J, et al. 2013. International Visible Trait Genetics (VisiGen) Consortium. First all-in-one diagnostic tool for DNA intelligence: genome-wide inference of biogeographic ancestry, appearance, relatedness, and sex with the Identitas v1 Forensic Chip. Int J Legal Med. 127(3):559-72.

Koops BJ, Schellekens HM. 2008. Forensic DNA phenotyping: regulatory issues. Columbia Sci Technol Law Rev. 9:158–202.

Krawczak M, Cooper DN, Fändrich F, Engel W, Schmidtke J. 2012. How to distinguish genetically between an alleged father and his monozygotic twin: a thought experiment. Forensic Sci Int Genet. 6:129–130.

Lango-Allen HL, Estrada K, Lettre G, Berndt SI, Weedon MN, et al. 2010. Hundreds of variants clustered in genomic loci and biological pathways affect human height. Nature. 467(7317): 832-838.

LaRue BL, Lagacé R, Chang CW, Holt A, Hennessy L, et al. 2014. Characterization of 114 insertion/deletion (INDEL) polymorphisms, and selection for a global INDEL panel for human identification. Leg Med (Tokyo). 16(1):26-32.

Leclair B, Shaler R, Carmody GR, Eliason K, Hendrickson BC, et al. 2007. Bioinformatics and human identification in mass fatality incidents: the world trade center disaster. J Forensic Sci. 52(4):806-19.

Lettre G, Jackson AU, Gieger C, Schumacher FR, et al. 2008. Identification of ten loci associated with height highlights new biological pathways in human growth. Nat Genet. 40:584–591.

Li C, Zhang S, Li L, Chen J, Liu Y, et al. 2012. Selection of 29 highly informative InDel markers for human identification and paternity analysis in Chinese Han population by the SNPlex genotyping system. Mol Biol Rep. 39:3143e52.

Li C, Zhao S, Zhang N, Zhang S, Hou Y. 2013. Differences of DNA methylation profiles between monozygotic twins' blood samples. Mol Biol Rep. 40(9):5275-80.

Liu F, Hendriks AE, Ralf A, Boot AM, Benyi E, et al. 2014. Common DNA variants predict tall stature in Europeans. Hum Genet. 133(5):587-597.

Liu F, van der Lijn F, Schurmann C, Zhu G, Chakravarty MM, et al. 2012. A genome-wide association study identifies five loci influencing facial morphology in Europeans. PLoS Genet. 8(9):e1002932.

Marchi E. 2004. Methods developed to identify victims of the World Trade Center disaster. Am Labor. 36: 30–36.

McEvoy B, Beleza S, Shriver MD. 2006. The genetic architecture of normal variation in human pigmentation: an evolutionary perspective and model. Hum Mol Genet. 15(Spec No. 2):R176–181.

Medland SE, Nyholt DR, Painter JN, McEvoy BP, McRae AF, et al. 2009. Common variants in the trichohyalin gene are associated with straight hair in Europeans. Am J Hum Genet. 85(5):750–755.

Meissner C, Bruse P, Mohamed SA, Schulz A, Warnk H, et al. 2008. The 4977 bp deletion of mitochondrial DNA in human skeletal muscle, heart and different areas of the brain: a useful biomarker or more? Exp Gerontol. 43:645–652.

Meissner C, Ritz-Timme S. 2010. Molecular pathology and age estimation. Forensic Sci Int. 203(1-3):34-43.

Meissner C, von Wurmb N, Schimansky B, Oehmichen M. 1999. Estimation of age at death based on quantitation of the 4977-bp deletion of human mitochondrial DNA in skeletal muscle. Forensic Sci Int. 105:115–124.

Meyer M, Kircher M, Gansauge MT, Li H, Racimo F, et al. 2012. A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. Science. 338(6104):222-226.

Mullaney JM, Mills RE, Pittard WS, Devine SE. 2010. Small insertions and deletions (INDELs) in human genomes. Hum Mol Genet. 19(R2):R131-6.

Norton HL, Kittles RA, Parra E, McKeigue P, Mao X, et al. 2007. Genetic evidence for the convergent evolution of light skin in Europeans and East Asians. Mol Biol Evol 24:710–722.

Oka K, Asari M, Omura T, Yoshida M, Maseda C, et al. 2014. Genotyping of 38 insertion/deletion polymorphisms for human identification using universal fluorescent PCR. Mol Cell Probes. 28(1):13-8.

Pakstis AJ, Speed WC, Fang R, Hyland FC, Furtado MR, et al. 2010. SNPs for a universal individual identification panel. Hum Genet. 127(3):315-324.

Parson W, Gusmão L, Hares DR, Irwin JA, Mayr WR, et al. 2014. DNA Commission of the International Society for Forensic Genetics: Revised and extended guidelines for mitochondrial DNA typing. Forensic Sci Int Genet. 13:134-42.

Paternoster L, Zhurov AI, Toma AM, Kemp JP, St Pourcain B, et al. 2012. Genome-wide association study of three-dimensional facial morphology identifies a variant in PAX3 associated with nasion position. Am J Hum Genet. 90(3):478–485.

Pena SDJ, Prado VF, Epplen JT. 1995. DNA diagnosis of human genetic individuality. J Mol Med. 73:555-564.

Penchaszadeh VB, Schuler-Faccini L. 2014. Genetics and human rights. Two histories: Restoring genetic identity after forced disappearance and identity suppression in Argentina and after compulsory isolation for leprosy in Brazil. Genet Mol Biol. 37(1 Suppl): 299-304.

Pereira R, Phillips C, Alves C, Amorim A, Carracedo A, et al. 2009. A new multiplex for human identification using insertion/deletion polymorphisms. Electrophoresis. 30(21):3682-90.

Petrovic R, Futas J, Chandoga J, Jakus V. 2005. Rapid and simple method for determination of Nepsilon-(carboxymethyl) lysine and Nepsilon-(carboxyethyl) lysine in urine using gas chromatography/mass spectrometry. Biomed Chromatogr. 19:649–654.

Phillips C, Fondevila M, Lareau MV. 2012. A 34-plex autosomal SNP single base extension assay for ancestry investigations. Methods Mol Biol. 830:109-26.

Pilin A, Pudil F, Bencko V. 2007. Changes in colour of different human tissues as a marker of age. Int J Legal Med. 121:158–162.

Polisecki EY, Schreier LE, Ravioli J, Corach D. 2004. Common mitochondrial DNA deletion associated with sudden natural death in adults. J Forensic Sci. 49:1335–1338.

Prinz M, Carracedo A, Mayr WR, Morling N, Parsons TJ, et al. 2007. International Society for Forensic Genetics. DNA Commission of the International Society for Forensic Genetics (ISFG): recommendations regarding the role of forensic genetics for disaster victim identification (DVI). Forensic Sci Int Genet. 1(1):3-12.

Raghavan M, Skoglund P, Graf KE, Metspalu M, Albrechtsen A, et al. 2014. Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans. Nature. 505 (7481):87-91.

Richards JB, Yuan X, Geller F, Waterworth D, Bataille V, et al. 2008. Male-pattern baldness susceptibility locus at 20p11. Nat Genet. 40:1282–1284.

Rohlfs RV, Fullerton SM, Weir BS. 2012. Familial identification: population structure and relationship distinguishability. PLoS Genet. 8(2):e1002469.

Roewer L. 2013. DNA fingerprinting in forensics: past, present, future. Investig Genet. 4(1):22.

Ruiz-linares A, Adhikari K, Acuña-Alonzo V, Quinto M, Jaramillo C, et al. 2014. Admixture in Latin America: geographic structure, phenotypic diversity and self-perception of ancestry based on 7,342 individuals. PLoS Genetics. 10(9):e1004572.

Schneider PM. 2012. Beyond STRs: The Role of Diallelic Markers in Forensic Genetics. Transfus Med Hemother. 39(3):176-180.

Spinney L. 2008. Eyewitness identification: line-ups on trial. Nature. 453(7194):442-444.

Thompson JM, Ewing MM, Frank WE, Pogemiller JJ, Nolde CA, et al. 2013. Developmental validation of the PowerPlex® Y23 System: a single multiplex Y-STR analysis system for casework and database samples. Forensic Sci Int Genet. 7(2):240-50.

Tsuji A, Ishiko A, Takasaki T, Ikeda N. 2002. Estimating age of humans based on telomere shortening. Forensic Sci Int. 126:197–199.

Tully G. 2007. Genotype versus phenotype: Human pigmentation. Forensic Sci Int Genet. 1(2):105–110.

von Figura G, Hartmann D, Song Z, Rudolph KL. 2009. Role of telomere dysfunction in aging and its detection by biomarkers. J Mol Med. 87:1165–1171.

von Zglinicki T, Martín-Ruiz CM. 2005. Telomeres as biomarkers for ageing and agerelated diseases. Curr Mol Med. 5:197–203.

Walsh S, Liu F, Wollstein A, Kovatsi L, Ralf A, et al. 2013. The HIrisPlex system for simultaneous prediction of hair and eye colour from DNA. Forensic Sci Int Genet. 7(1):98-115.

Weber-Lehmann J, Schilling E, Gradl G, Richter DC, Wiehler J, et al. 2014. Finding the needle in the haystack: differentiating "identical" twins in paternity testing and forensics by ultra-deep next generation sequencing. Forensic Sci Int Genet. 9:42-46.

Weedon MN, Lango H, Lindgren CM, Wallace C, Evans DM, et al. 2008. Genome-wide association analysis identifies 20 loci that influence adult height. Nat Genet. 40:575–583.

Wei YL, Li CX, Jia J, Hu L, Liu Y. 2012. Forensic identification using a multiplex assay of 47 SNPs. J Forensic Sci. 57(6):1448-56.

Wiegand P, Kleiber M. 2001. Less is more—length reduction of STR amplicons using redesigned primers. Int J Legal Med. 114:285-287.

Wojdacz TK, Hansen LL. 2006. Techniques used in studies of age-related DNA methylation changes, Ann NY Acad Sci. 1067:479–487.

Ye C, Shu XO, Wen W, Pierce L, Courtney R, et al. 2008. Quantitative analysis of mitochondrial DNA 4977-bp deletion in sporadic breast cancer and benign breast diseases. Breast Cancer Res Treat. 108:427–434.

Yi SH, Xu LC, Mei K, Yang RZ, Huang DX. 2014. Isolation and identification of age-related DNA methylation markers for forensic age-prediction. Forensic Sci Int Genet. 11C:117-125.

Zubakov D, Liu F, van Zelm MC, Vermeulen J, Oostra BA, et al. 2010. Estimating human age from T-cell DNA rearrangements. Curr Biol. 20(22):R970-R971.

CAPÍTULO 11. RECONSTRUCCION BIOCULTURAL DE LA DIETA EN POBLACIONES ANTIGUAS: REFLEXIONES, TENDENCIAS Y PERSPECTIVAS DESDE LA BIOARQUEOLOGÍA.

BIBIANA CADENA[1], SAMANTHA NEGRETE[2], AXAYACATL MEDINA[3], MEGGAN BULLOCK[3]

[1] Escuela Nacional de Antropología e Historia. DF. Méxcio. mariel725@gmail.com
[2] Escuela Nacional de Antropología e Historia. DF. Méxcio. vhehk1989@gmail.com
[3] Escuela Nacional de Antropología e Historia. DF. Méxcio. axa106@hotmail.com
[4] Escuela Nacional de Antropología e Historia. DF. Méxcio. megganbullock@gmail.com

1. INTRODUCCIÓN

La complejidad y cotidianidad relacionadas a la alimentación humana, nos revela que debe ser analizada a través de un enfoque holístico, que incluya aspectos de naturaleza biológica, social, cultural, económica y política (Álvarez et al. 2001; De Garine 1972; De Garine y Vargas 1997; Vargas 1992). Este enfoque conocido como biocultural, ha sido utilizado ampliamente en bioarqueología para el estudio de diversos aspectos de las poblaciones pretéritas, entre ellos la alimentación (Contreras y García 2004; De Garine y Vargas 1997; Larsen 2000; Pelto et al. 2000; Peña 2012; Vargas 1992).

Una fortaleza de la investigación bioarqueológica, es su capacidad para dilucidar ciertas características y comportamientos de la vida de las personas en el pasado (Buikstra y Beck 2006; Knudson y Stojanowsky 2008). Mediante la combinación de distintos análisis como los biogeoquímicos y bioarqueológicos, es posible entender la interacción de los seres humanos con su entorno físico y social, así como examinar los diferentes acontecimientos de la historia de vida de un individuo o de una población, incluyendo su dieta y demás aspectos relacionados con su alimentación.

En este capítulo se ofrece una exposición de los diferentes recursos metodológicos que se tienen en el campo de la bioarqueología para hacer una aproximación a la reconstrucción de la dieta de poblaciones antiguas, uno es el análisis de la composición química del hueso enfocado principalmente

en las técnicas de isótopos estables y elementos traza; el otro concierne a las bases para el reconocimiento de estados nutricionales carenciales en los huesos y una breve exposición de los atributos de los dientes en la reconstrucción de la dieta. Esto con el fin de brindar al lector un panorama introductorio de las tendencias y perspectivas en las investigaciones paleodietarias actuales, haciendo hincapié en la realización de estudios integrales desde el enfoque biocultural, recalcándose la importancia de la interacción de diversas disciplinas para lograr un abordaje óptimo de los problemas y preguntas de investigación que se pretendan resolver.

2. IMPORTANCIA DEL ESTUDIO DE LAS DIETAS ANTIGUAS

La rama de la bioarqueología que se especializa en el estudio de los patrones alimentarios antiguos es la paleodieta. Estos análisis indagan a través del proceso alimentación-nutrición, acerca de diversos aspectos de la compleja interacción entre el individuo y su entorno, entendiendo a éste último como el conjunto de factores tanto biológicos y ecológicos, como los de carácter social, cultural, político y económico.

Es mediante el estudio de las dietas antiguas, que podemos sugerir métodos de obtención, producción, distribución, preparación y consumo de alimentos. Además, podemos proponer sistemas alimentarios, donde dichos sistemas se definen como procesos complejos mediante los cuales los grupos humanos obtienen los recursos básicos o materias primas para elaborar su comida y bebida con base en su cultura y tecnología (De Garine y Vargas, 1997:113). Mediante el estudio de las dietas antiguas podemos entender las economías de subsistencia, además de sus transiciones; establecer la existencia de redes comerciales de intercambio, incluso la presencia de flujos migratorios; comprender cómo condiciones, modos y estilos de vida específicos influyen en el estado nutricional de un individuo o de una sociedad, y cómo a su vez, esto repercute en su salud. El estado de nutrición se entiende como la condición resultante del balance entre la ingesta de alimentos y su utilización por el organismo (McLaren y Read, 1976: 146). La salud de un individuo depende en gran medida de su estado de nutrición (Buzon 2012; Cohen y Armelagos 1984; Contreras y García 2004; Couninhan 2000; Cucina y Tiesler 2011; De Garine y Vargas 1997; Frenk et al. 1991; Goodman 1991; Goodman y Leatherman 1998; Goodman y Martin 2002; Hillson 2002; Hillson 2005; Larsen 2000; Lucas 1985; Luckacs 1989; Martin et al. 1985; McLaren 1993; McLaren y Read 1976; Ortner y Putschar 1981; Ortner y Theobald 2000; Palacios y Román 1994; Petrich 1987). De ahí la importancia de las

investigaciones paleodietarias, pues brindan un acercamiento a la forma de vida de las poblaciones del pasado, patrones de comportamiento y grados de adaptación al entorno.

Antes de la década de 1980, los análisis en paleodieta se basaban principalmente en el estudio de paleo-flora y paleo-fauna; la información obtenida del contexto arqueológico (herramientas, cerámica, basureros o áreas de actividades dentro de las casas) y el estudio de indicadores de salud (caries, desgaste dental, huellas óseas de deficiencias nutricionales, etc.). En la actualidad se cuenta con técnicas microscópicas como almidones, fitolitos y estriación dental. Los almidones y fitolitos (mineralizaciones vegetales), son producidos por algunas plantas y permiten la identificación de especies de tubérculos por medio de los almidones, o de gramíneas como el maíz en el caso de los fitolitos (Otálora et al. 2005). Además, ha habido grandes avances en los análisis químicos de los huesos y dientes (isótopos estables y elementos traza). Estas herramientas analíticas permiten aproximaciones más precisas de patrones dietarios y el abordaje de la alimentación (Aufderheide 1989; Buzon 2012; De Garine y Vargas 1997; DeNiro 1987; Katzenberg 2008; Katzenberg y Sandford 1992; Pate 1994; Schoeninger 1989; Wing y Brown 1979).

3. COMPONENTES QUE INTERVIENEN EN EL ESTUDIO DE LA ALIMENTACIÓN

La alimentación es un fenómeno biocultural que se enlaza con la nutrición. La nutrición es un proceso fundamentalmente celular continuo y está determinada por la interacción de factores genéticos y ambientales (alimentación y factores de tipo fisiológico, biológico, psicológico y sociológico (Álvarez et al., 2001)). En el proceso de alimentación-nutrición intervienen aspectos sociales, culturales y biológicos; en ese sentido la reconstrucción paleodietaria está supeditada a la integración de una serie de componentes del contexto arqueológico que deben incorporarse en el análisis para poder realizar un abordaje integrador de la alimentación de poblaciones antiguas (De Garine y Vargas 1997). Estos componentes son los siguientes:

a. ***Ambiente y ecología:*** abarca aspectos como el clima, altitud, hidrología, productividad del terreno, tipo de tierras de cultivo y fisiología del lugar.

b. ***Recursos:*** concierne a la identificación de la diversidad animal, vegetal y mineral. Conocimiento bromatológico de las especies.

c. ***Productos materiales de la cultura:*** trata de la aproximación a la tecnología para la obtención, almacenamiento, producción y consumo de los alimentos. En este rubro juega un papel importante la cultura material con uso potencial en la preparación de alimentos, asociada a diversos contextos arqueológicos.

d. ***Productos ideológicos de la cultura:*** se relacionan con patrones de asentamiento, organización social relativa a la obtención, preparación, distribución y consumo de alimentos. Ideología relativa a la alimentación, rituales y actividades religiosas ligadas a la comida y bebida. Así como el papel de los alimentos en la vida personal y social; dieta tradicional, incluyendo prohibiciones y limitaciones; hábitos alimenticios y su variabilidad por género y edad; además de la relación entre el alimento y la medicina tradicional para la prevención o cura de enfermedades (Contreras y García 2004).

e. ***Biología humana y nutrición:*** toma en cuenta la presencia de particularidades biológicas como intolerancias específicas, alteraciones metabólicas relacionadas con la nutrición y variabilidad de la constitución física de los individuos. Cambios en la dieta relacionados con estados patológicos y fisiológicos, por ejemplo, durante la menstruación, embarazo, lactancia y vejez (Rivera y Ruiz, 1998).

Dentro de estos componentes hay varios que son intangibles en bioarqueología y por lo tanto no alcanzados en los abordajes paleodietarios, como las preferencias individuales o el gusto por algún alimento en particular, esto es importante pues son las limitantes de estas investigaciones (Contreras y García 2004). Por ello es fundamental que al estudiar la alimentación de cualquier población antigua, se integre la mayor cantidad de información posible, tanto del contexto arqueológico, histórico (si es posible etnográfico), como del análisis de restos óseos: macroscópico, microscópico y químico. Es muy importante la colaboración interdisciplinar de los antropólogos biológicos con varios especialistas que puedan contribuir con otros niveles de evidencia que ayuden a entender diferentes periodos de la historia de las poblaciones antiguas.

4. LA RECONSTRUCCIÓN PALEODIETARIA A TRAVÉS DEL ANÁLISIS QUÍMICO DEL HUESO

Dos de las metodologías más sobresalientes en el análisis de la composición química del hueso utilizadas en las reconstrucciones paleodietarias, son el análisis de isótopos estables y de elementos traza. Las cualidades químicas medibles en el material óseo están influenciadas por: 1) la bioquímica involucrada en el metabolismo del organismo durante su vida y 2) los procesos tafonómicos *post mortem* que involucran la diagénesis de los restos, pues alteran los perfiles isotópicos y de elementos traza presentes en ellos (DeNiro 1985; Katzenberg 2008; Klepinger 1984; Larsen 2000; Schwarcz y Schoeninger 1991). La diagénesis se entiende como el grado de degradación y sedimentación de minerales en el tejido óseo, ocasionadas por su interacción con el ambiente en el que se encuentra depositado, este proceso afecta en mayor medida los carbonatos óseos como carbonato de calcio.

a. ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES

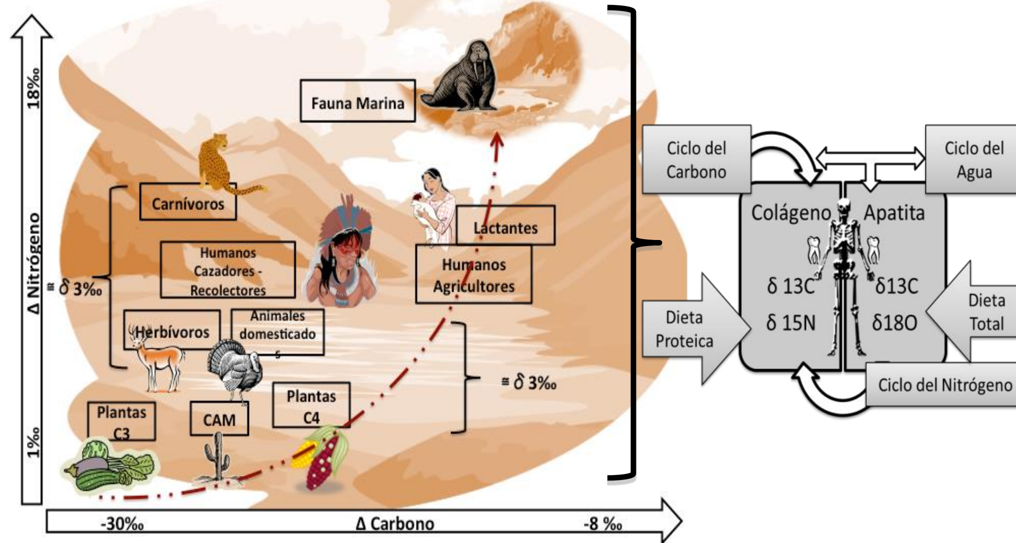
Los isótopos estables se han usado para la reconstrucción de la dieta de poblaciones del pasado desde los años 70 (DeNiro 1987; DeNiro y Epstein 1978; Schoeninger et al. 1983; Schwarcz y Schoeninger 1991; Wing y Brown 1979). Los isótopos son átomos de un mismo elemento que tienen masas atómicas distintas entre ellos; existen isótopos inestables o radioisótopos como el ^{14}C que cambian su concentración a lo largo del tiempo y son útiles en arqueología para las dataciones (Morales et al. 2012), mientras que los isótopos estables mantienen su estructura atómica en el tiempo y tienen concentraciones más constantes en la materia orgánica como sucede con el $^{13}C/^{12}C$, el $^{15}N/^{14}N$ y el $^{18}O/^{16}O$ (los cuales, son los más empleados en bioarqueología). Por medio de la huella isotópica o fracción isotópica, hallada en diferentes tejidos orgánicos (hueso, diente, cabello, uñas) de varias especies, se han documentado: cambios en los modos de subsistencia en el pasado (Katzenberg et al. 1993; Larsen 2000), reconstrucciones paleoclimáticas y ambientales (Balasse 2002; Katzenberg 2012; Schwarcz y Schoeninger 1991) y se han comprendido dinámicas relacionadas con los procesos de lactancia y destete en la prehistoria (Katzenberg 2008; Wright y Schwarcz 1998). Los isótopos estables de carbono, nitrógeno y oxígeno son los más utilizados para la reconstrucción paleodietaria, sin embargo también se han usado los isótopos de estroncio, azufre y fósforo con el fin de lograr una caracterización más detallada de la dieta en relación al consumo de proteínas.

Los análisis isotópicos parten del hecho de que la materia orgánica está compuesta principalmente por carbono (C), nitrógeno(N), oxígeno (O), hidrógeno (H), fósforo (P) y azufre (S), y

cada uno de estos elementos tiene un tránsito cíclico en el ambiente, mismo donde participan los organismos vivos y cuyo comportamiento varía según el clima, las condiciones geográficas y la interacción que se da entre los individuos en la cadena alimenticia (ver figura 1). Varios experimentos han evidenciado que la fracción isotópica de ^{13}C y ^{15}N de tejido óseo en los organismos vivos, varia de acuerdo a la composición de su dieta (DeNiro 1987; DeNiro y Epstein 1978; Krueger y Sullivan 1984; Schoeninger et al. 1983). Los tejidos más usados en bioarqueología son el óseo y dental que están constituidos en un 75% por una matriz mineral de cristales de bioapatita y en un 20% por fibras de colágeno que corresponden a su parte orgánica (White 2000). Para estos análisis, los tejidos se someten a un tratamiento químico que permite separar ambos componentes; en la matriz orgánica se mide la concentración de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ que se relaciona con el contenido proteico de la dieta (Aufderheide 1989; Fogel y Tuross 2003; Kellner y Schoeninger 2007; Lee-Thorp 2008), mientras que en la inorgánica se estima la concentración de $\delta\ ^{13}C$ y $\delta\ ^{18}O$ que refleja la composición de la dieta total de un individuo y el consumo de agua (Froehle et al. 2012; Kellner y Schoeninger 2007) (ver Figura 1). El isótopo de ^{18}O se ha empleado para inferir aspectos relacionados con la ingesta de agua y el proceso de lactancia y destete, siendo esto posible si se utiliza el primer molar permanente en los análisis. Además de esta posibilidad, el uso de este isótopo es en mayor medida para la estimación procesos de movilidad y migración. También, en momias puede utilizarse además de los estudios isotópicos convencionales, el análisis de los compuestos sulfurados en cabello conservado (Katzenberg 2008).

Figura 1.

Diagrama de variación de isótopos estables a través de los niveles tróficos (Fuente de elaboración propia*)



La fracción isotópica del ^{13}C se relaciona con el ciclo del CO_2 (o del Carbono) y se asocia con el tipo de vegetales consumidos. La posición trófica en la cadena alimenticia es el lugar que ocupa un organismo ya sea como autótrofo (productor de su principal fuente orgánica de energía) o heterótrofo (consumidor de su principal fuente orgánica de energía, previamente producida de forma externa), ya sea si es un consumidor de orden herbívoro, omnívoro, carnívoro o descomponedor. Las plantas tienen dos rutas fotosintéticas por medio de las cuales participan en este ciclo. Una ruta da como resultado productos con cadenas de 3 carbonos y por ello son plantas C3 (legumbres, hortalizas y pastos); otra ruta fotosintética produce cadenas con cuatro carbonos y son plantas C4 (como el maíz y la caña de azúcar) y, las plantas CAM son plantas que tienen un metabolismo mixto entre C3 y C4 (cactáceas, la piña y vainilla). Por otra parte el ^{15}N se relaciona con el ciclo de la urea (o del Nitrógeno), aumenta sus niveles si hay consumo de fauna silvestre, fauna domesticada y alimentada con plantas C4, así como también evidencia el consumo de alimentos marinos (Morales et al. 2012).

Tanto el ^{15}N como el ^{13}C, se fijan en diferentes tejidos orgánicos y éstos a su vez tienen una fracción isotópica diferente, por ejemplo en el cabello se estima la fracción isotópica de la queratina,

en el hueso y la dentina la del colágeno, y en los anteriormente mencionados y el esmalte se obtiene la de la apatita (ver Figura 1). A la hora de explorar la literatura, es importante tener claridad sobre la naturaleza de la información expuesta, ya que es conveniente hacer comparaciones solo entre fracciones isotópicas del mismo tejido, y de hacerlo entre distintos tejidos, es necesario corregir las variaciones si éstas se conocen. Independientemente del tejido, la relación que existe entre la fracción del ^{15}N es con el ciclo de la urea, del ^{13}C con el ciclo de CO_2 y la del ^{18}O con el ciclo del agua, y evidencian que la huella isotópica es un indicador de la interacción de los organismos con su entorno biótico y abiótico, producto de la asimilación del entorno en los tejidos de los organismos, que da una idea global de composición de la dieta de los individuos (Katzenberg 2008; Katzenberg 2012; Morales et al. 2012).

La cuantificación del isótopo en las matrices orgánica e inorgánica se hace por medio de la técnica de espectrometría de masas, que mide la relación entre el isótopo del tejido y un estándar de referencia (ver Tabla 1). El tejido es tratado químicamente para poder ser analizado, transformándose en gas de forma controlada, para así poder establecer la relación o delta (δ) del isótopo en la muestra analizada con su estándar, expresándose sus valores en partes por mil (‰) (Morales et al. 2012).

Tabla 1. Estándares y valores isotópicos en colágeno (Katzenberg 2008; Morales et al. 2012)

Isótopo	Estándar de medición	Valores**
^{13}C	VPDB (Pee DeeBelemiteLimestone): es un carbonato de la formación cretácica Pee Dee, en Carolina del Sur.	Plantas C3*: -20 a -35 ‰ Plantas C4*: -9 a – 14 ‰ Plantas CAM: valores entre C3 y C4
^{15}N*	AIR: Se basa en la concentración de N atmosférico, ya que es el elemento más importante de la troposfera.	Herbívoros: + 3 ‰ que la base de su dieta Carnívoros: +3 ‰ que la base de su dieta Fauna marina: 14 o más Humanos: 10 – 14 ‰ Lactantes humanos: + 1 - 3‰ de la dieta adulta

*Los animales herbívoros presentan $\delta^{15}N$ aproximadamente 3‰ mayores respecto al contenido en su dieta (presentando valores menores aquellos con alimentación a base de algunas leguminosas); por su parte en carnívoros el $\delta^{15}N$ es 3‰ mayor al contenido de promedio de ^{15}N en su dieta.
**Siempre los valores isotópicos están sujetos al contexto ecológico y arqueológico del que provienen, por lo que estos valores no son estrictos, ni constantes en todas las poblaciones humanas.

La variabilidad del $\delta^{15}N$ y en menor medida del $\delta^{13}C$, se han usado para inferir los niveles tróficos alcanzados por un individuo (DeNiro 1985; Katzenberg 2008; Katzenberg 2012; Krueger y Sullivan 1984; Sillen et al. 1989; Tykot 2006) (ver Figura 1). El metabolismo vegetal y los grados tróficos entre herbívoros, omnívoros y carnívoros generan gradientes isotópicos que son variables y acordes con el entorno ecológico del que provienen los individuos (Hedges y Reynard 2007; Katzenberg 2008; Morales et al. 2012; Post 2002; Williams et al. 2005); no obstante, los valores de las fracciones isotópicas del tejido óseo y dental varían *a grandes rasgos* como se expresa en la Tabla 1. En este sentido, tanto a nivel trófico como isotópico, los omnívoros no necesariamente están entre los herbívoros y carnívoros, pues el consumo de leche materna hace que se genere una variación que puede interpretarse como un nivel trófico superior, ya que se considera la leche como tejido materno. Es importante tener en cuenta que las concentraciones de ambos isótopos, también cambian bajo estrés por escasez de agua y en estados nutricionales carenciales, ya que el ciclo del la urea es afectado por estas circunstancias y eso deriva en un comportamiento distinto de los gradientes

isotópicos de ^{15}N y ^{18}O (Katzenberg 2008; Katzenberg 2012; Kellner y Schoeninger 2007; Mathews et al. 2002; Reitsema 2013; Sillen et al. 1989; Wright y White 1996).

La naturaleza de la información que proveen tanto huesos como dientes es diferente, los dientes permanentes no sufren remodelación y suministran información sobre la dieta durante el periodo de infancia - adolescencia, mientras que el hueso contiene información de la dieta de los últimos 10 años de vida del individuo. Dependiendo del diente que sea seleccionado para el análisis isotópico, éste puede proporcionar información sobre la infancia temprana, la infancia tardía o la adolescencia, ya que la mineralización de los dientes permanentes se da desde los 6 meses de edad hasta los 24 años, y son un tejido que no sufre remodelación después de haberse completado su desarrollo (White 2000). Una revisión de investigaciones bioarqueológicas en las que se han empleado isótopos estables, documentan que el comportamiento de los valores isotópicos en las matrices orgánica e inorgánica permiten argumentar sobre los aspectos que se enuncian en la Tabla 2 (Eerkens et al. 2011; Katzenberg 2008; Katzenberg 2012; Klepinger 1984; Wright y Schwarcz 1998).

Tabla 2. Comportamiento de los isótopos estables de ^{13}C, ^{15}N y ^{18}O en la reconstrucción paleodietaria

Matriz	Isotopo	Interpretaciones isotópicas propuestas (Katzenberg 2008; Katzenberg 2012; Reitsema 2013; Schwarcz y Schoeninger 1991; Warinner 2010)
Inorgánica	$\Delta\ ^{13}C$	- Refleja la dieta total (carbohidratos, proteínas y lípidos), se extraen de ambas matrices y el contenido proteico se infiere a partir de la matriz orgánica. - Consumo de animales consumidores de plantas C3 y/o C4.
	$\Delta\ ^{18}O$ **	- Varía con la cantidad de consumo agua y la altura sobre el nivel del mar en la que vive el individuo.
Orgánica	$\Delta\ ^{13}C$	- Varía con el consumo predominante de plantas C3, CAM y/o C4. - Varía con el consumo de mamíferos, peces o aves y para ello se relaciona con el $\delta\ ^{15}N$.
	$\Delta\ ^{15}N$	- Ayuda a identificar el consumo de alimentos de origen marino.*** - Varía según el nivel trófico que ocupa el individuo en la cadena alimenticia. - Tiende a disminuir después de la lactancia por el cambio de dieta. - Se incrementa si el individuo padece y/o consume organismos con estrés hídrico por falta de agua.

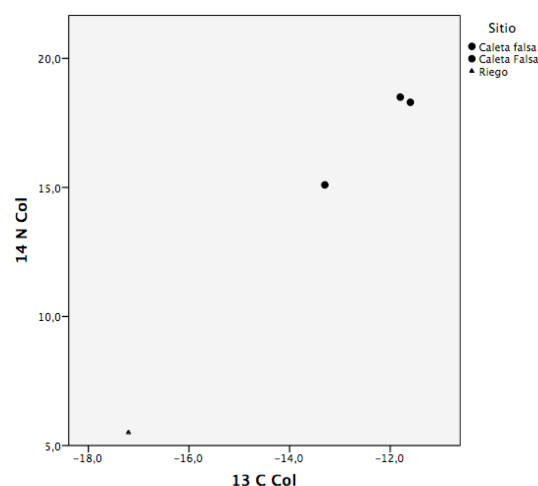
** Esto se ha explorado más en poblaciones vivas y este sería su potencial en poblaciones antiguas (Fuller et al. 2006).
*** La fauna marina muestra valores de N superan las 12 ‰ y en seres humanos suelen alcanzar valores hasta de 18 ‰, dependiendo del tipo de flora y fauna marina consumida (Katzenberg 2008; Katzenberg 2012; Post 2002; Schoeninger 1985).

Para la interpretación de resultados hay dos estrategias de análisis, una que se construye a partir de modelos de distribución isotópica basados en los perfiles de las muestras de fauna y flora procedentes del mismo sitio arqueológico del que provienen los restos humanos que se estén trabajando (Krueger y Sullivan 1984; Lee-Thorp 2008; Morales et al. 2012; Post 2002; White et al. 2001) y la otra, que trata de evaluar el comportamiento del delta de concentraciones, a partir modelos experimentales, los cuales tienen el sesgo del uso de animales con dietas controladas (lo que no es un comportamiento natural de la fauna). No obstante, estos estudios han permitido entender y demostrar el comportamiento del enriquecimiento isotópico del tejido óseo y su uso; pero deben

contemplarse los ajustes en la información arqueológica obtenida para la adecuada interpretación de los datos (Froehle et al. 2012; Kellner y Schoeninger 2007; Krueger y Sullivan 1984). De otra parte, el grado de degradación y sedimentación de minerales en el tejido óseo (diagénesis), es uno de los factores que interfiere en la confiabilidad de los resultados isotópicos y de elementos traza (Post 2002), alterándose principalmente la concentración ósea de carbonatos en bioapatita, por esto se explora la relación C/N en los análisis isotópicos y se usan modelos basados en resultados experimentales, que proponen corregir el efecto de la diagénesis en el colágeno y apatita de muestras óseas o dentales antiguas, ya que tienen de 1‰ a 2‰ menos de la concentración tisular en el individuo *in vivo* (Morales et al. 2012; Schwarcz y Schoeninger 1991).

Figura 2. Ejemplos de variación isotópica de δ Col ^{13}C y δ Col ^{15}N en diferentes poblaciones prehispánicas de cazadores – recolectores del continente

En este esquema se utilizan algunos valores publicados (Farnsworth et al. 1985; Yesner et al. 2003). En el esquema se observa que el comportamiento de la huella isotópica es diferente dada la relación de la huella con el contexto ecológico, pues los datos de "Caleta Falsa" provienen de una zona costera del Cono Sur, mientras que los de "El Riego" provienen de una zona mostañosa ubicada en el Valle de Tehuacán en el centro de México.



En ambos casos, se observa un comportamiento diferente tanto del ^{13}C, como del ^{15}N. El enriquecimiento del colágeno en Caleta Falsa se atribuye al uso de recursos marinos, el ^{13}C muestra unos gradientes altos que no se relacionan con consumo de plantas C4, ya que ecológicamente esto no es posible y el comportamiento isotópico de los restos de arqueofauna lo corrobora (Yesner et al. 2003). Por otra parte, el enriquecimiento del colágeno en "El Riego" se considera como resultado del consumo de fauna silvestre y consumo de plantas C3 y CAM endémica de esta región; esto se pudo percibir gracias al comportamiento de la huella isotópica de poblaciones de periodos subsiguientes y el registro de fauna y flora recuperado del contexto (Farnsworth et al. 1985).

Un ejemplo en el que se puede observar la varibilidad y la importancia de la integración de la información contextual, se observa en en la figura 2. Para este esquema se tomaron datos del la huella isotópica de algunos individuos de bandas de cazadores-recolectores, en los cuales, se observan diferentes gradientes de enriquecimiento tanto del ^{13}C como del ^{15}N, pues uno representa a poblaciones costeras (Cantera Falsa) y el otro a población de una región montañosa (El Riego). Los individuos costeros tienen valores de ^{15}N y ^{13}C congruentes con el aprovechamiento de fauna marina y el uso de plantas C3; en este estudio la interpretación apropiada de la huella isotópica se basó en tres fuentes de información: los estudios de arqueofauna, la etnografía y la comparación de la variación isotópica con otras poblaciones de la misma región de diferentes periodos de ocupación (Yesner et al. 2003). En el caso de Riego en el Valle de Teohuacán, se hace la interpretación de los datos a la luz del contraste entre el comportamiento isotópico del contexto ecológico y de individuos correspondientes a periodos posteriores de ocupación del mismo sitio, proponiéndose que estos grupos aprovecharon la fauna silvestre de montaña y la flora endémica de esta región (Farnsworth et al. 1985). Estos ejemplos muestran la estrecha relación entre los grupos humanos y los ecosistemas, evidenciando parte de la variabilidad en el uso de recursos alimentarios a lo largo del tiempo. Por lo tanto, pese a ser ambos grupos considerados como cazadores recolectores, sus economías de subsistencia son distintas y pueden ser diferenciadas a través de la huella isotópica, siendo el contexto del que provienen los restos óseos, uno de los elementos que más aporta a la interpretación de los resultados.

Los estudios isotópicos realizados desde Mesoamérica hasta la región patagónica se han empleado para hablar de diferentes aspectos culturales, ecológicos y socioeconómicos en los que se desenvolvieron los pueblos del pasado que habitaron el continente. Por ejemplo, se ha visto el aprovechamiento de recursos por grupos de cazadores-recolectores, quienes muestran una huella de ^{13}C con valores que indican el consumo de plantas C3, fauna silvestre y recursos marinos (Barberena 2002; Barberena et al. 2009; Farnsworth et al. 1985; van der Hammen et al. 1992; Yesner et al. 2003) (ver Figura 2). También se han evidenciado las variaciones de la dieta a lo largo del tiempo y la introducción del maíz en los patrones alimentarios, lo que se ha corroborado principalmente por el cambio de la fracción isotópica del ^{13}C de individuos de una misma región, pero vinculados a periodos cronológicos diferentes; en esos casos se ha observado un enriquecimiento de la huella del ^{13}C en el colágeno, el cual se ha atribuido al consumo de las plantas C4 como el maíz (Cárdenas 2002; Castillo y Aceituno 2006; Gil et al. 2009). Diferentes estudios de Mesoamérica han explorado los usos dados

al maíz, viéndose que la fracción de ^{13}C y ^{15}N tanto en humanos como en la fauna del sitio, evidencian que el maíz se empleó para la cría de animales domesticados, ya que la fauna presenta una huella isotópica que indica el consumo de plantas C4 y los humanos se encuentran en un gradiente trófico (^{15}N) superior a éstos (Morales et al. 2012; White et al. 1993). Particularmente Mesoamérica y los Andes Centrales tienen vestigios arqueológicos que se han prestado para la exploración del acceso diferencial a los recursos ligado al estatus, encontrándose que el comportamiento de la variación de la huella isotópica entre élite y población común difiere (Ambrose et al. 2003; Katzenberg et al. 1993; Knudson et al. 2007; Somerville et al. 2013; Ubelaker et al. 1995; White et al. 1993; White et al. 2001). Por último, con los restos óseos del área Maya se han abordado otras problemáticas de la alimentación humana como las variaciones durante el proceso de lactancia - destete, viéndose las variaciones del comportamiento entre ^{15}N y ^{18}O de la infancia y la adultez (Williams et al. 2005; Wright y Schwarcz 1998).

b. Elementos traza

La segunda fuente de información dietaria a partir de la composición química del hueso, corresponde a los elementos traza, mismos que se encuentran en concentraciones aún más pequeñas en los huesos. Estos también se exploraron desde finales de la década de los 70 e inicialmente fueron usados los niveles de estroncio (Sr), bario (Ba), calcio (Ca) y zinc (Zn), para hablar de sus concentraciones como equivalentes a las de la dieta (Burton 2008). Estos análisis no son invasivos y las concentraciones de los elementos se obtienen a partir de la técnica nuclear de emisión de rayos X (Burton 2008; Mejía 2012; Schoeninger 1989).

Estudios experimentales llevaron a proponer que las concentraciones de Ba, Ca o Zinc por separado, podrían ser confiables para la reconstrucción paleodietaria siempre y cuando los elementos analizados estuvieran incorporados en la estructura de la hidroxiapatita y no fueran parte de nutrientes esenciales que estuvieran sujetos a regulación metabólica (Burton 2008; Mejía 2012). No obstante, estudios sobre la diagénesis del hueso demostraron que las estimaciones más confiables para hacer aproximaciones sobre la dieta, eran las relaciones de Ba/Sr y Ba/Ca, ya que mostraban un cambio acorde con la ruta de biopurificación del estroncio y el calcio de acuerdo a la posición trófica del individuo y el consumo de alimentos de origen marino (Burton 2008; Burton y Price 2000; Mejía 2012; Schoeninger 1985). La biopurificación es el proceso que tiende a remover preferencialmente los iones

de Ca^{+2} a medida que éste se transfiere en la cadena alimenticia desde los consumidores de primer orden a los de mayor orden (Burton 2008).

Estos estudios han sido muy utilizados en el valle de México, la región zapoteca y el área Maya, para entender las variaciones paleodietarias intragrupo, diacrónicamente y en relación al estatus (González 2011; Mejía 2012). Se resalta que, el rango de aporte de los elementos traza a la reconstrucción de la dieta se potencia en la media en que: se use para contextos arqueológicos cercanos a ecosistemas marinos o se busque una aproximación a la dieta consumida en las últimas etapas de la vida, ya que sólo pueden inferirse los niveles tróficos en relación a la fauna presente en el contexto y a que en huesos de adultos existe recambio de tejido que informa de los últimos 10 años de vida. Es por esto que su contribución se ha usado para el entendimiento del uso de recursos específicos, más que para una panorámica ecológica en la que se infieran otros grados de interacción de los individuos con su entorno.

5. CONSIDERACIONES PARA LA INTERPRETACIÓN DE LOS RESULTADOS DE ANÁLISIS BASADOS EN LA COMPOSICIÓN QUÍMICA DEL HUESO, PARA LA RECONSTRUCCIÓN PALEODIETARIA

Cualquier cambio que afecte o varíe el metabolismo del organismo en general, tiene impacto sobre los valores que se encuentren en los tejidos analizados. A continuación se exponen algunas consideraciones pertinentes para la interpretación de los valores de isotopos estables y elementos traza:

Es preciso conocer las ubicaciones geográficas, ya que cada isótopo tiene características químicas distintas que se marcan por las rutas metabólicas de asimilación, por lo tanto cada individuo dentro de la cadena alimentaria reflejará de forma directa y en mayor proporción, la aportación isotópica de sus fuentes de alimento manifestando parte de los perfiles isotópicos de aquello que consumió y de los ambientes a los que perteneció (Katzenberg 2008; Katzenberg 2012).

Las moléculas del oxígeno (O_2), dióxido de carbono (CO_2) y agua (H_2O) tienen altas tasas de recambio en el metabolismo y estas no se obtienen necesariamente por asimilación directa (respiración, consumo de agua), sino como productos intermedios del anabolismo o catabolismo de distintas biomoléculas de procedencias inciertas, por lo tanto las modificaciones en sus pérdidas y ganancias interfieren en el perfil isotópico de los tejidos (Brüssow 2007; Mandigan et al. 2004; Mathews et al. 2002; Sillen et al. 1989). Debido a esto, es importante pensar en varias posibilidades a la hora de

hacer interpretaciones, que, no solamente vayan encaminadas a aspectos relacionados con el consumo de agua en la dieta y la composición isotópica atmosférica en cada zona geográfica.
Es importante tener una noción general de los distintos estados carenciales relacionados con estrés fisiológico por disminución en la asimilación de nutrientes (por ejemplo: agua, proteínas y calcio), ya que alteran los perfiles isotópicos, no solo en el ser humano sino también en las fuentes de consumo (Hernández et al. 2008; Katzemberg y Lovell 1999; Katzenberg 2012; Márquez et al. 2002; Reitsema 2013; Wright y White 1996).

La influencia de eventos como el cambio de dietas en distintas etapas de desarrollo como la lactancia o el destete (Warinner 2010; Williams et al. 2005; Wright y Schwarcz 1999), los procesos de elaboración de alimentos y el consumo habitual de algunos por su importancia socio-cultural, también pueden relacionarse con mecanismos específicos de asimilación de nutrientes y en consecuencia afectar los perfiles isotópicos, por lo que la integración de la información paleodietaria debe obligatoriamente hacerse en relación a su contexto espacial y temporal. La exploración etnográfica y etnohistórica de los hábitos alimentarios puede ser de importancia en la reconstrucción paleodietaria, ya que así se puede considerar por ejemplo, el efecto del consumo de hongos que normalmente son patógenos para otros organismos igualmente comestibles (como el hongo del maíz) o la ingesta abundante de alimentos fermentados (como bebidas alcohólicas) en sociedades preindustriales (con altos contenidos de microorganismos como levaduras), que representan una importante fuente proteica con cierta capacidad de asimilación de compuestos nitrogenados (Madigan et al., 2004pp 9-15, 942-954, 961-963); y que pueden tener un impacto en los perfiles isotópicos de nitrógeno y carbono.

6. ANÁLISIS MACROSCÓPICO DE RESTOS ÓSEOS Y SU RELACIÓN CON LA NUTRICIÓN

Las lesiones esqueléticas asociadas con deficiencias nutricionales, son frecuentemente usadas en combinación con los estudios isotópicos y en casos en los que los estudios químicos son costosos, estos análisis pueden usarse como otra fuente de información. Las evidencias osteológicas de la suficiencia de la dieta en bioarqueología se ha empleado para investigar tópicos como el impacto en la salud de la evolución cultural y los cambios en los sistemas de subsistencia (Cohen y Armelagos 1984; Márquez 2006; Steckel y Rose 2002), las relaciones entre desigualdad social y el acceso a recursos (Del Castillo y Márquez 2006; Huicochea y Márquez 2006; Márquez y González 2006;

Márquez y Hernández 2006b; Ubelaker et al. 1995), y las relaciones entre la dieta y el medio ambiente (Barberena 2002; Castillo y Aceituno 2006; Márquez y Hernández 2006a; Neves y Wesolowski 2002; Rodríguez Cuenca 2006; Ubelaker y Newson 2002; White et al. 2001; Whittingtong 1997).

a. Estados carenciales y las etapas de la vida

Sólo las deficiencias nutricionales que están involucradas en el desarrollo esquelético, el crecimiento o la remodelación ósea, dejan huellas en el esqueleto. Es útil considerar la presencia de patologías asociadas en términos de los rangos de edades en los que éstas provocan alteraciones en el esqueleto, ya que así se integran en la interpretación los eventos que se relacionan con momentos críticos de la historia de vida de los individuos y se favorece un abordaje holístico de la interpretación del impacto de estas condiciones en la salud de poblaciones antiguas (Brickley y Ives 2008; Wood et al. 1992). Las lesiones esqueléticas pueden ser observadas en estado activo e inactivo. Aunque algunas lesiones esqueléticas aparezcan en su forma activa solo en subadultos (criba orbitaria e hiperostosis porótica), en su forma inactiva pueden hallarse en adultos. Por lo tanto, el estado nutricional infantil puede ser también evaluado en los adultos, basándose en la presencia de algunas lesiones inactivas.

i. Dependencia materna: Vida prenatal e infancia

La vida prenatal y el periodo en que los infantes son alimentados exclusivamente por leche materna son etapas en que el individuo es completamente dependiente del cuerpo materno para sus requerimientos nutricionales de crecimiento y desarrollo. La restricción calórica severa, las deficiencias proteicas, y deficiencias de hierro, folato, ácidos grasos esenciales, vitamina B_{12}, vitamina C y vitamina Den la madre, pueden interrumpir la formación del esqueleto fetal, retardar el crecimiento, o provocar patologías en el neonato (Hirsch et al. 1976; Moncrieff y Fadahunsi 1974; Muthayya 2009). El escorbuto y raquitismo son raros en neonatos y solo un mínimo número de casos han sido reportados (Moncrieff y Fadahunsi, 1974; Hirsch et al., 1976). Dada la importancia del ambiente fetal para la salud a lo largo de la vida, la desnutrición durante este periodo puede tener consecuencias devastadoras (Barker 2004; 2006; Grantham-McGregor 1998), resultando en malformaciones esqueléticas, bajo peso al nacer y prematuréz, que son estados asociados con alta mortalidad neonatal e infantil y que también afectan la salud a corto, mediano y largo plazo (Muthayya 2009).

En adición al retardo de crecimiento, una de las condiciones nutricionales más comúnmente observadas en esqueletos antiguos son los defectos del tubo neural, incluyendo espina bífida y anencefalia, mismas que son asociadas a deficiencias maternas de folato, especialmente durante las etapas tempranas del embarazo, ya que la formación del tubo neural se da en el periodo embrionario (Blom et al. 2006; Coop et al. 2013; López-Camelo et al. 2005). En paleopatología, el caso más frecuentemente reportado involucra la ausencia del cierre de las vértebras lumbares y sacras, normalmente observado en esqueletos juveniles y adultos (Ver Fotografía 1a y Tabla 3) (Ortner 2003).

El periodo de destete se refiere a la eliminación de la ingesta *exclusiva* de la leche materna y la introducción de otros alimentos gradualmente en la dieta. La edad en la que ocurre el destete varía enormemente entre diferentes culturas, pero en poblaciones tradicionales los infantes continúan siendo amamantados hasta edades de aproximadamente 2 a 3 años (Sellen 2001; Sellen y Smay 2001). En algunas culturas, los niños son destetados con dietas especiales que pueden incluir alimentos que requieren mínima masticación, como papillas, atoles, purés o alimentos macerados (Konner 1999; Sellen 2001; Sellen y Smay 2001). Si estas dietas son monótonas y carecen de frutos frescos y vegetales, las deficiencias nutricionales pueden ocurrir, no necesariamente por la carencia del acceso a los alimentos nutritivos, sino a la preferencia cultural por una dieta particular durante este periodo de la vida (Hernández y Márquez 2010). Desde la perspectiva de la paleodieta, como se explicó en el apartado previo, el destete es más estudiado a través del análisis isotópico; sin embargo, la paleopatología puede proveer información adicional en relación a la ***suficiencia*** de la dieta durante el destete.

La introducción de agua y alimentos en la dieta, en las sociedades preindustriales tienen un alto riesgo de contaminación bacteriana y parasitaria, lo que puede incrementar la probabilidad de infecciones gastrointestinales y enfermedades transmitidas por alimentos. Estas infecciones pueden inhibir la absorción de nutrientes en el tracto gastrointestinal, provocando también estados patológicos relacionados con deficiencias nutricionales, tales como los procesos anémicos (Walker et al. 2009).

ii. NIÑEZ Y ADOLESCENCIA

Cuando deficiencias calóricas, protéicas o de otros nutrientes ocurren durante esta etapa de la vida, dichas deficiencias pueden afectar el proceso de maduración esquelética, resultando en un retardo del proceso de crecimiento que frecuentemente afecta la estatura adulta (Allen 1994; Bogin et al. 2007). En algunos casos el retraso de crecimiento puede ser una situación temporal. Si un

individuo experimenta relentificación del crecimiento debido a un periodo corto de desnutrición o enfermedad, el individuo puede experimentar un arranque de crecimiento cuando el evento se resuelva y el crecimiento puede acelerarse temporalmente hasta que el individuo regrese a su mismo ritmo de crecimiento antes de la crisis (Allen 1994; Bogin et al. 2007). En paleopatología, la ruta mediante la cual se estudia el crecimiento y estatura es estimando la curva de crecimiento de la infancia y estimando el promedio de estatura adulta a nivel poblacional usando las medidas de los huesos largos (Ubelaker, 1989).

Las huellas más comunmente observadas en el esqueleto son aquellas que se han relacionado con anemia megaloblástica, el escorbuto y el raquitismo. La anemia megaloblástica es causada por deficeincias en folatos o Vitamina B12, los cuales se encuentran en productos de origen animal. Por eso, la anemia megaloblástica puede estar asociada frecuentemente con dietas basadas predominantemente en plantas (Walker et al. 2009). En respuesta a algunos tipos de anemia, el cuerpo intenta producir más células sanguíneas en la médula ósea, las cuales la expanden, resultando en el reordenamiento de las espículas trabeculares (el diploë). La expansión medular combinada con el adelgazamiento de la tabla externa, puede producir una apariencia porosa y elevada en los huesos frontal, parietal y occipital del cráneo y en la parte superior de las órbitas (Ver Fotografías1b y 1c, y Tabla 3, y capítulo de Suby et al. en este mismo volumen). Las porosidades en los techos de las órbitas son conocidas como criba orbitaria y las porosidades encontradas en los huesos frontal, parietales y occipital, son comúnmente conocidas como hiperostosis porótica (ver figuras 1b y 1c) (El-Najjar et al., 1975; Mensforth et al., 1978; Stuart-Macadam, 1985, 1987, 1989, 1991, 1992; Palkovich, 1987; Holland and O'Brien, 1997; Walker et al., 2009).Estudios clínicos han evidenciado que pueden observarse alteraciones en las dimensiones y apariencia de los huesos maxilares, nasales, mandíbula, temporales y huesos largos del post-cráneo, como consecuencia del padecimiento de condiciones hematológicas, como anemias (McKenzye 2002; Beutler et al. 2005), sin embargo, no se han corroborado estas alteraciones en hueso seco.

El escorbuto, causado por deficiencias en vitamina C, afecta la síntesis de colágeno. Las deficiencias de Vitamina C pueden estar asociadas con carencias en acceso a alimentos que la contienen, aunque prácticas culturales asociadas con el almacenamiento, la conservación, y la preparación de los mismos también pueden reducir la disponabilidad de Vitamina C (Brickley y Ives 2008). La manifestación esquelética primaria de los defectos del colágeno están relacionados con

hemorragias frecuentes causadas por fragilidad en las paredes vasculares y el nuevo hueso dañado resulta de la incapacidad del cuerpo para producir osteoide, el componente orgánico del hueso (Brickley y Ives 2008). Como la formación de hueso es inhibida mientras la producción de colágeno es defectuosa, las manifestaciones esqueléticas solo empiezan a ser aparentes con la reintroducción de vitamina C en la dieta, aunque en cantidades mínimas (Brickley M y Ives R, 2006 y 2008). Cuando la hemorragia ocurre debajo del periostio (la membrana que cubre el hueso), puede estimular la producción de hueso fibroso o una porosidad anormal, más marcada en zonas donde las contracciones musculoesqueléticas pueden generar daños adicionales en los vasos sanguíneos aledaños (Brickley y Ives 2008; Brown y Ortner 2011; Mahoney-Swales y Nystrom 2009; Ortner 2003; Ortner y Ericksen 1997)(Ver figura 3d y 2e, Tabla 3, y capítulo de Suby et al. en este volumen).

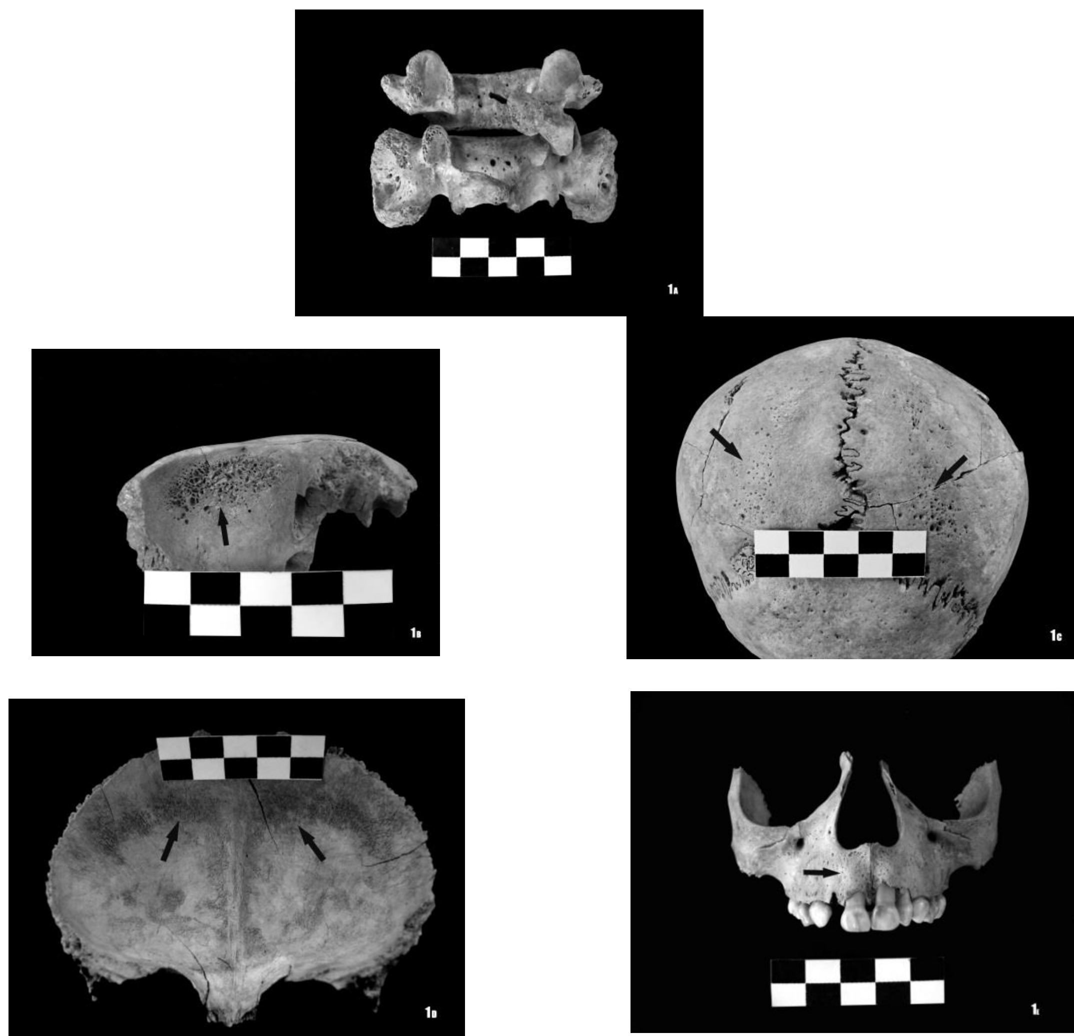


Figura 3a, b, c, d, e. Imágenes de huellas osteológicas de lesiones relacionadas con estados carenciales (Fotografías tomadas de la serie esquelética de San Gregorio Atlapulco, Xochimilco. Laboratorio de Posgrado de Antropología Física – Escuela Nacional de Antropología e Historia). Figura (a) defectos de cierre del tubo neural, figura (b) criba orbitaria, figura (c) hiperostosis porótica, figura (d) lesiones endocraneales asociadas a escorbuto, figura (e) lesiones del maxilar asociadas a escorbuto.

El raquitismo que es el resultado de la deficiencia de vitamina D, a menudo ocurre debido a la falta de exposición a la luz solar, pero puede darse por deficiencias nutricionales en algunos casos. El cuerpo humano es capaz de sintetizar viamina D con la suficiente exposición de la piel al sol, pero algunas prácticas culturales, como el uso de ropa que cubre la mayoría del cuerpo, pueden interferir en este proceso (Brickley y Ives 2008). Además, la poca ingesta o malabsorción de otros nutrientes como el calcio y proteínas, pueden inhibir la producción de Vitamina D (Brickley and Ives, 2008; Pettifor, 2008). La vitamina D está involucrada en el proceso de mineralización del osteoide del hueso. Durante el crecimiento infantil, al no mineralizarse el osteoide, se da un severo deblitamiento de los huesos, que los hace más suceptibles a fracturas y deformaciones (Ver Tabla 3 y Capitulo de Suby et al. en este volumen) (Brickley y Ives 2008; Ortner 2003).

iii. ADULTEZ

Una vez que el proceso de crecimiento y desarrollo se ha completado, las deficiencias descritas arriba no se manifestan en los esqueletos de adultos o si lo hacen, se manifestan en manera distinta. Como se mencionó antes, las huellas esqueléticas *activas* asociadas a anemia megaloblástica no son observadas típicamente en cráneos adultos (aunque los adultos pueden estar afectados por esta anemia) (Walker et al. 2009). Pese a que fisiológicamente la literatura clínica menciona que médula ósea roja está presente en los cráneos adultos (McKenzye 2002; Beutler et al. 2005), las lesiones activas de hiperostosis porótica y criba orbitaria se suelen encontrar en esqueletos infantiles. En el marco de la asociación de estos marcadores a anemia megaloblástica, ésto se propone que sucede por: la conversión de la médula ósea de médula roja a médula amarilla en el cráneo adulto y también, porque el cuerpo en esta etapa de la vida no muestra la misma respuesta ante la anemia que en la infancia (Walker etal. 2009).

El escorbuto se manifiesta en los esqueletos adultos, aunque en una forma más discreta que en los subadultos. En adultos la deficiencia de vitamina C en primera instancia provoca enfermedad periodontal, pérdida de los dientes y formación de hematomas del periostio por fragilidad capilar (Brickley y Ives 2008; Buckley et al. 2014; Ortner 2003; Van der Merwe et al. 2010).

La deficiencia de vitamina D en adultos, conocida como osteomalacia, afecta el proceso de remodelación ósea. Como éste es generalmente un proceso prolongado, las deficiencias tienen que ser estados *persistentes* para resultar en la deformación ósea. Así como sucede en el raquitismo, el osteoide es depositado en el hueso adulto durante la remodelación ósea y de esta forma el tejido

permanece desosificado, resultando en la perdida de la densidad y posterior deformación (Ver Tabla 3) (Brickley y Ives 2008; Ortner 2003).

La vejez merece atención especial. Con la edad, otros factores además de la disponibilidad de alimentos pueden jugar un importante rol en el estado nuticional. La pérdida significativa de los dientes, hacen que la masticación sea más difícil y otras condiciones también pueden interferir con la digestión y absorción de nutrientes. Así, los ancianos pueden experimentar deficiencias nutricionales incluso cuando los alimentos adecuados están a su disposición.

La osteoporosis es otra condición particular de la tercera edad, que consisite en la reducción de la densidad ósea por alteraciones en el proceso de remodelación (Brickley y Ives 2008; Ortner 2003). Típicamente es debida a una combinación de factores que incluyen cambios hormonales, aunque las deficiencias de calcio y vitamina D, proteína y otros nutrientes también pueden contribuir (Brickley y Ives 2008). La mujeres post menopausicas están particularmente en riesgo debido a la diminución del estrógeno que inhibe la pérdida de hueso (Brickley y Ives 2008; Ortner 2003). Las manifestaciones esqueléticas de la osteoporosis incluyen reducción y adelgazamiento de las espículas trabeculares, asi como el adelgazamiento del hueso cortical (Ver Tabla 3) (Brickley y Ives 2008; Ortner 2003).

Tabla 3. Marcas óseas de las deficiencias nutricionales

Condición nutricional	Deficiencia	Etapa de la vida afectada por la forma activa	Manifestaciones óseas
Desnutrición proteico – calórica[a]	Calorías y/o proteínas	Prenatal, infancia, niñez, adolescencia	Reducción de la estatura
Anemia megaloblástica[b]	Ácido Fólico y/o B_{12}	Niñez, adolescencia	Criba orbitaria con expansión del diploe de el techo de a órbita. Hiperostosis porótica: lesiones con expansión del diploe en frontal, parietal y occipital.
Escorbuto[c]	Vitamina C	Prenatal, infancia, niñez, adolescencia y adultez.	<u>Subadultos:</u> proliferaciones poróticas anormales en el esfenoides, el techo de las órbitas, hueso temporal, maxilares, mandíbula, bóveda craneal, endocráneo, unión costocondral de las costillas, la escápula y los huesos largos. <u>Adultos:</u> enfermedad periodontal, perdida dental y hematomas subperiósticos.
Raquitismo[d]	Vitamina D, calcio y proteínas	Prenatal, infancia, niñez, adolescencia.	Lesiones cranales porosas, deformación de huesos largos, alargamiento de las costillas en la unión osteocondral.
Osteomalacia[e]	Vitamina D, también Calcio y proteínas	Adultez	Reducción de la masa ósea y deformación en casos severos.
Osteoporósis[f]	Cambios hormonales, aunque deficiencias de Ca^{+2}, vitamina D, proteínas u otros nutrientes pueden contribuir	Adultez	Reducción y adelgazamiento del hueso trabecular, reducción del hueso cortical y fracturas (costales, vertebras lumbares, cuello femoral, cuello humeral y fractura de *colles*).

a.(Allen 1994; Bogin et al. 2007) ; **b.**(El-Najjar et al. 1975; Holland y O'Brien 1997; Mensforth et al. 1978; Palkovich 1987; Stuart-Macadam 1985; Stuart-Macadam 1987; Stuart-Macadam 1989; Stuart-Macadam 1991; Walker et al. 2009); **c.**(Brickley y Ives 2008; Brown y Ortner 2011; Buckley et al. 2014; Mahoney-Swales y Nystrom 2009; Ortner 2003; Ortner y Ericksen 1997; Van der Merwe et al. 2010; Walker et al. 2009), **d.**(Brickley y Ives 2008; Ortner 2003; Pettifor 2008);**e.**(Brickley y Ives 2008; Ortner 2003); **f.**(Brickley y Ives 2008; Ortner 2003).

7. LOS DIENTES EN LA RECONSTRUCCIÓN PALEODIETARIA

Hay alteraciones del desarrollo dental que son el resultado de periodos críticos durante la infancia del individuo, y que no necesariamente están ligados a problemas nutricionales ((Goodman 1991; Goodman et al. 1984) y ver capítulo de Suby et al. en este volumen). Este apartado enfocará la atención en aquella información que aportan los dientes para la reconstrucción paleodietaria, a partir de dos vertientes, una que se relaciona con la composición de la dieta y otra que se relaciona con el modo de consumo de los alimentos (procesamiento y cocción) (Lalueza et al. 1996; Scott y Turner II 1988).

Existen varios estudios a lo largo del continente en poblaciones antiguas de Mesoamérica, el Norte de Suramérica, la costa peruana y los Andes centrales, entre otras regiones (Márquez et al. 2002; Neves y Wesolowski 2002; Pezo y Eggers 2010; Rodríguez Cuenca 2006; Storey 2009; Ubelaker y Newson 2002), que han demostrado que el cambio en el modo de subsistencia influenció la prevalencia de patologías orales, viéndose que las caries y los abscesos dentales, tuvieron una tendencia al aumento entre las poblaciones agrícolas en comparación con los grupos cazadores – recolectores. Las explicaciones para esta variación radican en que la práctica de la agricultura generó un cambio en la proporción de los carbohidratos consumidos en la dieta y por ende en el aumento de la frecuencia de caries (Hillson 1979; Hillson 2005; Larsen 1995; Larsen 2002; Scott y Turner II 1988).

En cambio, patologías como la enfermedad periodontal y la pérdida de dientes *ante mortem*, han tenido un comportamiento más variable y heterogéneo en relación a su frecuencia de acuerdo a los modos de subsistencia (Larsen 1995; Larsen 2002), pues la formación del cálculo dental se ha relacionado con el consumo predominante de proteínas (Hillson 1979) y en ese sentido, puede darse mayor diversidad de comportamientos en relación al consumo proteico por parte de las poblaciones antiguas, dada la variabilidad geográfica y ecológica de las regiones habitadas. Además, otras condiciones como el desgaste dental y las modificaciones culturales también pueden interferir en la inflamación de las encías, el desarrollo del cálculo y la enfermedad periodontal y la posterior pérdida de dientes (Hillson 1979; Hillson 2005). El desgaste dental funciona como un elemento que también evidencia prácticas culinarias relacionadas con el desarrollo de tecnologías para el procesamiento y cocción de los alimentos (Monlar et al. 1972), sobre todo cuando se relaciona con el grado de atrición y el grado de desgaste individual, así como estimaciones de edad y sexo. Sin embargo éste también puede obedecer al uso de los dientes en actividades específicas (hilado, maceración, entre otras), las

cuales pueden exacerbar los patrones de desgaste e interferir en los grados de desgaste observados (Scott y Turner II 1998).

Una fuente importante de información sobre la composición de la dieta se alberga en el cálculo dental; el estudio microscópico de su composición ha corroborado el consumo de algunos alimentos de origen vegetal por medio de la identificación de almidones y fitolitos (Hardy et al. 2009), y también ha evidenciado el consumo de algunos insectos cuyos exoesqueletos quedaron amalgamados en estas calcificaciones (Keene 1985; Lalueza et al. 1996; Wing y Brown 1979). De esta metodología se destaca la posibilidad de identificar el uso de algunos recursos alimentarios, por lo que esta técnica no se usa para obtener una noción general de la dieta, pero es de gran utilidad en la exploración del uso de recursos alimentarios específicos.

Recientemente se han hecho exploraciones más exhaustivas de las patologías orales como la profundidad, ubicación y distribución de las caries (Pezo y Eggers 2010) y se ha incorporado el uso de técnicas complementarias como la microscopía electrónica en los estudios de desgaste dental (Organ et al. 2005). Por lo tanto, queda por ampliar el acervo de información que se ha extraído tanto de la caries como del cálculo dental, siendo estos tópicos de investigaciones potenciales para estudios futuros.

8. PRECAUCIONES PARA LA INTERPRETACIÓN MACROSCÓPICA DE RESTOS ÓSEOS

La especificidad de los hallazgos macroscópicos hallados en restos óseos, está supeditada a la conservación de los esqueletos y la posibilidad de ***identificar, integrar y relacionar*** la presencia de las alteraciones óseas. Esta interpretación es restringida en lo que atañe a la especificidad de las lesiones, ya que de manera aislada no pueden ser comprendidas para la reconstrucción paleodietaria. Por lo tanto, es vital la asociación e integración de los hallazgos (Brickley y Ives 2008; Ortner 2003) y hacer el análisis siempre contemplando los sesgos a los que están sujetas las series esqueléticas (Wood et al. 1992), y a quienes son representados en ellas (pues analizamos muestras muy pequeñas de la población y no siempre estamos analizando a personas del común) (DeWitte y Wood 2008). Así mismo, es importante contemplar la variedad de posibilidades a las que está sujeta la fragilidad de los individuos analizados (DeWitte y Wood 2008; Wood et al. 1992). Estos análisis están orientados a un reconocimiento de ***la suficiencia de la dieta*** asumida por grupos humanos del pasado y están demarcados por la organización social, política, económica y la interacción de ellos con su entorno.

Mientras la presencia de las patologías esqueléticas asociadas con la deficiencias nutricionales indiquen si un individuo o una población tuvo una dieta adecuada, estas lesiones deben ser interpretadas con extrema cautela (Wood et al. 1992), específicamente si las comparaciones entre grupos o poblaciones están siendo realizadas. Las lesiones esqueléticas toman tiempo en formarse. Consecuentemente, los individuos enfermos pueden morir antes de desarrollar las lesiones. En términos de comparar poblaciones, los investigadores deben preguntarse si las bajas frecuencias de las huellas patológicas representan a la población sana o a aquellos que murieron antes que las lesiones pudieran generarse, como lo sugiere la paradoja osteológica (Wood et al. 1992).

En el caso de los análisis dentales, es fundamental acotar la interpretación a los alcances de los hallazgos en cuanto a los aportes que hacen a la reconstrucción paleodietaria. Los microrrestos encontrados en el cálculo se relacionan más con las preferencias alimentarias, que con la dieta global. En el caso de la caries, la enfermedad periodontal, la pérdida de dientes *ante mortem* y los patrones de desgaste, dan una noción sobre las proporciones de algunos componentes habituales de la dieta y de prácticas culturales que están sujetas a cuestiones que no se relacionan directamente con la alimentación, como sucede con el desgaste y su relación con oficios y actividades que simplemente deterioran la dentadura; por lo tanto, es crucial en el análisis, la vinculación de los elementos del contexto arqueológico del sitio y la región.

9. Tendencias y perspectivas de la investigación paleodietaria en Latinoamérica

Las nuevas tendencias en la investigación bioarqueológica apuntan a la aproximación y elaboración de aspectos relacionados con la identidad y agencia de los pueblos pretéritos (Sofaer 2006), y en esa reconstrucción del individuo social, el uso de información proveniente de análisis especiales como la química del hueso, estudios moleculares, entre otros; es lo que ha contribuido al conocimiento de las sociedades antiguas bajo una perspectiva en la que imperala integración de información, que invita a la reducción de las escalas de análisis y genera la proclividad por hacer abordajes sobre tópicos como la alimentación, violencia, división social del trabajo, condiciones de género, etnicidad y/o la expansión política, entre otros (Knudson y Stojanowski 2009; Knudson y Stojanowsky 2008; Sofaer 2006).

Los estudios paleodietarios proporcionan una gama de posibilidades interpretativas que requieren el conocimiento de la ubicación espacial de los individuos, sus prácticas funerarias, su organización

económica, su entorno ecológico, además del entendimiento de su estructura social y demográfica, para así poder orientar apropiadamente la interpretación de los resultados, ya que la variabilidad observada en los perfiles isotópicos y de elementos traza, está influenciada por muchos factores que ameritan el reconocimiento de al menos éstos aspectos para su adecuada interpretación.

En cuanto a la técnica, se ha robustecido la exploración química con la indagación específica de aminoácidos esenciales de la dieta y la fisiología involucrada en la huella isotópica (Fogel y Tuross 2003; Reitsema 2013). También, se ha visto un despliegue de técnicas para el estudio de patologías dentales y de restos óseos (Organ et al. 2005; Pezo y Eggers 2010); todo esto contribuye a un respaldo más conciso de las inferencias que puedan hacerse con el ánimo de reconocer parte del proceder de las poblaciones pretéritas.

Los retos para los investigadores en Latinoamérica, no solo irán en aras de aumentar la contundencia de las contribuciones a partir de los análisis tanto químicos, como macroscópicos del material óseo, sino también, habrá de incentivarse la interacción con otras áreas del conocimiento. Así mismo, es necesario fomentar nuestra capacidad para documentar y abordar metodológicamente las variaciones individuales en la fragilidad y la mortalidad selectiva relacionada con la presencia de estados nutricionales carenciales, para así comprender mejor los determinantes de la mortalidad de poblaciones antiguas (Bullock 2010; DeWitte 2010; DeWitte y Bekvalac 2010; DeWitte y Wood 2008; Ferrell 2002; Usher 2000; Wood et al. 1992).

Por último, otro de los retos es lograr proyectar la relevancia de nuestros aportes y el uso de las herramientas metodológicas expuestas acá, para así contrarestar las restricciones financieras a las que están supeditados los proyectos de investigación, ya que los estudios bioarqueológicos suelen ser vistos como “lejanos” de los temas estratégicos de las políticas de ciencia y tecnología de cada país.

BIBLIOGRAFÍA CITADA.

Allen L. 1994. Nutritional influences on linear growth. European Journal of Clinical Nutrition 48:75 - 89.

Álvarez J, Casanueva E, Kaufer M, Morales J y Vargas L. 2001. Glosario de términos para la orientación alimentaria. Cuadernos de nutrición 24(1):6 - 43.

Ambrose S, Buikstra J y Krueger H. 2003. Status and gender differences in diet at Mound 72, Cahokia, revealed by isotopic analysis of bone. Journal of Anthropological Archaeology 22(3):217 - 226

Aufderheide A. 1989. Chemical Analysis of Skeletal Remains. En: İşcan Y y Kennedy K, editores. Reconstruction of Life from the Skeleton. New York: Alan Liss. p 237 - 360.

Balasse M. 2002. Reconstructing Dietary and Environmental History from Enamel Isotopic Analysis: Time Resolution of Intra-tooth Sequential Sampling. International Journal of Osteoarchaeology 12:155 - 165.

Barberena R. 2002. Los límites del mar. Isótopos estables en Patagonia Meridional. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Antropología

Barberena R, Gil A, Neme G y Tykot R. 2009. Stable Isotopes and Archaeology in Southern South America. Hunter-Gatherers, Pastoralism and Agriculture: An Introduction. International Journal of Osteoarchaeology 19:127 - 129.

Barker D. 2004. The Developmental Origins of Adult Disease. Journal of American College of Nutrition. p 588 - 595.

Barker D. 2006. Commentary: birthweight and coronary heart disease in a historical cohort. International Journal of Epidemilogy 35:886 - 887.

Beutler E, Kipps T, Coller B, Seligsohn U y Lichtman M. 2005. Williams Hematology. New York: Mc Graw-Hill Interamericana.

Blom H, Shaw G, Heijer M y Finnel R. 2006. Neural tube defects and folate: case far from closed. Nature Reviews Neuroscience 7:724 - 731.

Bogin B, Varela Silva M y Rios L. 2007. Life history trade-offs in human growth: Adaptation or pathology? American Journal of Human Biology 19(5):631 - 642.

Brickley M y Ives R. 2008. The Bioarchaeology of Metabolic Diseases. Oxford: Elsevier. 325 p.

Brown H y Ortner D. 2011. Childhood scurvy in a medieval burial from Ma??vanska Mitrovica, Serbia. International Journal of Osteoarchaeology 21:197 - 207.

Brüssow H. 2007. Some Aspects of Nutritional Biochemistry. En: Brüssow H, editor. The Quest for Food: A Natural History of Eating. New York: Springer. p 27 - 120.

Buckley H, Kinaston R, Halcrow S, Foster A, Spriggs M y Bedford S. 2014. Scurvy in a tropical

paradise? Evaluating the possibility of infant and adult vitamin C deficiency in the Lapita skeletal sample of Teouma, Vanuatu, Pacific islands. International Journal of Paleopathology. p 1 - 14.

Buikstra J y Beck L, editores. 2006. Bioarchaeology, The Contextual Analysis of Human Remains. New York: Academic Press - Elsevier Inc.

Bullock M. 2010. Urban Population Dynamics in a Preindustrial New World City: Morbidity, Mortality, and Immigration in Postclassic Cholula. Pennsylvania: Pennsylvania State University.

Burton J. 2008. Bone Chemestry and Trace Elements. En: Katzemberg A y Saunders S, editores. Biological Anthropology of The Human Skeleton. Second ed. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc. p 443 - 460.

Burton J y Price D. 2000. The Use and Abuse of Trace Elelments for Paleodietary Research. En: Ambrose S y Katzemberg A, editores. Biogechemical Approaches to Paleodietary Analyses. New York: Plenum Publishers. p 159 - 171.

Buzon M. 2012. The Bioarchaeological Approach to Paleopathology. En: Grauer A, editor. A Companion to Paleopathology. Malden: Willey - Blackwell. p 58 - 75.

Cárdenas F. 2002. Datos sobre la alimentación prehispánica en la sabana de Bogotá, Colombia. Bogotá: Instituto Colombianos de Antropología e Historia

Castillo N y Aceituno F. 2006. El Bosque domesticado, el Bosque Cultivado: Un Proceso Milenario en el Valle Medio del Río Porce en el Noroccidente Colombiano. Latin American Antiquity 17(4):561 - 578

Cohen M y Armelagos G, editores. 1984. Paleopathology at the Origins of Agriculture. Orlando: Academic Press.

Contreras J y García M. 2004. Alimentación y Cultura, perspectivas antropológicas. Barcelona: Ariel. Coop A, Stanier P y Greene N. 2013. Neural tube defects: Recent advances, unsolved questions, and controversies. Lancet Neurol 12:799 - 810.

Couninhan C. 2000. The social and cultural uses for food. En: Kiple K y Coneè K, editores. The Cambridge world history of food. Cambridge: Cambridge University Press. p 1513 - 1522.

Cucina A y Tiesler V. 2011. Salud oral y caries entre los mayas del periodo Clásico. En: Cobos R y Fernández L, editores. Vida cotidiana de los antiguos mayas del norte de la península de Yucatán. Yucatán, México: Ediciones de la Universidad Autónoma de Yucatán. p 23 - 43.

De Garine I. 1972. The sociocultural aspects of nutrition. Ecology Food and Nutrition 1:27 - 46.

De Garine I y Vargas L. 1997. Introducción a las investigaciones antropológicas sobre alimentación y nutrición. Cuadernos de nutrición 20:21 - 28.

Del Castillo O y Márquez L. 2006. Mujeres, desigualdad social y salud en la Ciudad de México

durante el Virreinato. En: Márquez L y Hernández P, editores. Sociedad y Salud en el México Prehispánico y Colonial. México: Conaculta- INAH-Promep. p 395 - 439.

DeNiro M. 1985. Post-mortem preservation and alteration of in vivo bone collagen isotope ratios in relation to paleodietary reconstruction. Nature 317:806 - 809.

DeNiro M. 1987. Stable isotopy and archaeology. American Science 1:21 - 38.

DeNiro M y Epstein S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochimica et Cosmochimica Acta 42:495 - 506.

DeWitte S. 2010. Sex differentials in frailty in medieval England. American Journal of Physical nthropology 143:285 - 297.

DeWitte S y Bekvalac J. 2010. Oral health and frailty in the medieval english cemetery of St Mary Graces. American Journal of Physical Anthropology 142:341 - 354.

DeWitte S y Wood J. 2008. Selectivity of black death mortality with respect to preexisting health. Proceedings of National Academy of Sciences of the United States 105(5):1436 - 1441.

Eerkens J, Berget A y Bartelink E. 2011. Estimating weaning and early childhood diet from serial micro-samples of dentin collagen. Journal of Archaeological Science 38:3101- 3111.

El-Najjar M, Lozoff B y Ryan D. 1975. The paleoepidemiology of porotic hyperostosis in the American Southwest: Radiological and ecological considerations. American Journal of Roentgenology, Radium Therapy, and Nuclear Medicine 125:918 - 924.

Ferrell T. 2002. Enamel Defects, Well-Being, and Mortality in a Medieval Danish Village [Investigation]. Pennsylvania: Pennsylvania State University.

Fogel M y Tuross N. 2003. Extending the limits of paleodietary studies of humans with compound specific carbon isotope analysis of amino acids. Journal of Archaeological Science 30:535 - 545.

Frenk J, Bobadilla J, Stern C, Frejka T y Lozano R. 1991. Elementos para una teoría de la transicón en salud. Salud Pública Mexicana 33:448 - 462.

Froehle A, Kellner C y Schoeninger M. 2012. Multivariate Carbone and Nitrogen table Isotope Model for the Reconstruction of Prehistoric Human Diet American Journal of Physical Anthropology 147:352 - 369.

Fuller BT, Fuller JL, Harris DA y Hedges REM. 2006. Detection of breastfeeding and weaning in modern human infants with carbon and nitrogen stable isotope ratios. American Journal of Physical Anthropology 129(2):279-293.

Gil A, Neme G, Tykot R, Novellino P, Cortegoso V y Durán V. 2009. Stable Isotopes and Maize Consumption in Central Western Argentina. International Journal of Osteoarchaeology 19:215 - 236.

González E. 2011. Desigualdad social y condiciones de vida en Monte Albán, Oaxaca. México:

Instituto Nacional de Antropología e Historia.

Goodman A. 1991. Stress, adaptation, and enamel developmental defects. En: Ortner D y Aufderheide A, editores. Human paleopathology Current synthesis and future options. New York: Cambridge University Press. p 11 - 60.

Goodman A y Leatherman T. 1998. Traversing the Chasm between Biology and Culture: An Introduction. En: Goodman A y Leatherman T, editores. Building a New Biocultural Synthesis, Political-Economic Perspectives on Human Biology. Michigan: University of Michigan Press. p 3 - 41.

Goodman A y Martin D. 2002. Reconstructing health profiles from skeletal remains. En: Rose J y Steckel R, editores. The backbone of history Health and nutrition of the western hemisphere. New York: Cambridge University Press. p 11 - 60.

Goodman A, Martin D y Armelagos G. 1984. Indicators of stress from bones and teeth. En: Cohen M y Armelagos G, editores. Paleopathology at the origins of agriculture. Orlando: Academic Press. p 13 - 49.

Grantham-McGregor S. 1998. Small for gestational age, term babies, in the first six years of life. European Journal of Clinical Nutrition 52(Suppl 1):59 - 64.

Hardy K, Blakeney T, Copeland L, Kirkham J, Wrangham R y Collins M. 2009. Starch granules, dental calculus and new perspectives on ancient diet. Jounal of Archaeological Science 36:248 - 255.

Hedges R y Reynard L. 2007. Nitrogen isotopes and the trophic level of humans in archaeology. Journal of Archaeological Science 34:1240 - 1251.

Hernández P y Márquez L. 2010. Los niños y niñas del antiguo Xochimilco: un estudio de mortalidad diferencial. Revista Española de Antropología Física 31:39 - 52.

Hernández P, Márquez L y González E, editores. 2008. Tendencias actuales de la bioarqueologúa

en México. México: PROMEP, INAH, CONACULTA.

Hillson S. 1979. Diet and Dental Disease. World Archaeology 11(2):147 162.

Hillson S. 2002. Dental Anthropology. Cambridge: Cambridge University Press.

Hillson S. 2005. Dental Disease. En: Hillson S, editor. Teeth. Second ed. New York: Cambridge University Press. p 286 - 318.

Hirsch M, Mogle P y Barkli Y. 1976. Neonatal scurvy. Pediatr Radiol 4(4):251-253.

Holland T y O'Brien M. 1997. Parasites, porotic hyperostosis, and the implications of changing perspectives. American Antiquity 62:183 - 193.

Huicochea L y Márquez L. 2006. Diferencias sociales y salud en un grupo de pobladores del barrio

de La Ventilla, Teotihuacan. En: Márquez L y Hernández P, editores. Sociedad y Salud en el México Prehispánico y Colonial México. México: Conaculta-INAH-Promep. p 291 - 326.

Katzemberg A y Lovell N. 1999. Stable Isotope Variation in Pathological Bone. International Journal of Osteoarchaeology 9:316 - 324.

Katzenberg A. 2008. Stable isotope analysis: a tool for studying past diet, demography, and life history. En: Katzenberg A y Saunders S, editores. Biological Anthropology of The Human Skeleton. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc. . p 413 - 441.

Katzenberg A. 2012. The Ecological Approach: Understanding Past Dietand the Relationship Between Diet and Disease En: Grauer A, editor. A Companion of Paleopathology. Malden: Blackwell Publishing Ltd. p 97 - 113.

Katzenberg A y Sandford M. 1992. Applications of trace mineral analysis of archaeological bone. Actas del I Congreso Internacional de Estudios sobre Momias. p 543 - 548.

Katzenberg A, Saunders S y Fitzgerald W. 1993. Age Differences in Stable Carbon and Nitrogen Isotope Ratios in a Population of Prehistoric Maize Horticulturists. American Journal of Physical Anthropology 90:267 - 281

Keegan W y DeNiro M. 1988. Stable Carbon - and Nitrogen- Isotope Ratios of Bone Collagen Used to Study Coral-Reef and Terrestial Componente of Prehistoric Bahamien Diet. American Antiquity 53(2):320 - 336.

Keene A. 1985. Nutrition and Econmy: Models for the Study of Prehistoric Diet En: Gilbert R y Mielke J, editores. The Analysis of Prehistorics Diets. Orlando: Academic Press Inc. p 155 - 190.

Kellner C y Schoeninge M. 2008. Wari's imperial influence on Nasca diet: The stable isotope evidence. Journal of Anthropological Archaeology 27:226 - 243.

Kellner C y Schoeninger M. 2007. A Simple Carbon Isotope Model for Reconstructing Prehistoric Human Diet. American Journal of Physical Anthropology 133:1112 - 1127

Klepinger L. 1984. Nutritional Assessment from Bone. Annual Review of Anthropology 13:75 - 96.

Knudson K, Aufderheide A y Buikstra J. 2007. Seasonality and paleodiet in the Chiribaya polity of southern Peru. Journal of Archaeological Science 34:451 - 462.

Knudson K y Stojanowski C. 2009. The Bioarchaeology of Identity. En: Knudson K y Stojanowsky C, editores. Bioarchaeology and Identity in the Americas. Florida: University Press of Florida. p 1 - 23.

Knudson K y Stojanowsky C. 2008. New Directions in Bioarchaeology: Recent Contributions to the Study of Human Social Identities. Journal of Archaeological Research 16:397 - 342.

Konner M. 1999. The ! Kung and Others. p 19 - 64.

Krueger H y Sullivan C. 1984. Models for carbon isotope fractionation between diet and bone. En:

Turlund J y Johnson P, editores. Stable isotope in nutrition. Washingtong DC: American Chemical Society Symposioum. p 205 - 220

Lalueza C, Juan J y Albert R. 1996. Phytolith Analysis on Dental Calculus, Enamel Surface, and Burial Soil: information About Diet and Paleoenvironment. American Journal of Physical Anthropology 101:101 - 113.

Larsen S. 1995. Biological Changes in Human Populations with Agriculture. Annual Review of Anthropology 24:185 - 213.

Larsen S. 2000. Dietary Reconstruction and Nutritional Assessment of Past Peoples: The Bioanthropological Record. En: Kiple K y Coneè K, editores. The Cambridge World History of Food. New York: Cambridge University Press. p 13 - 34.

Larsen S. 2002. Bioarchaeology: The lives and Lifestyles of Past People. Journal of Archaeological Research 10(2):119 - 165.

Lee-Thorp JA. 2008. On Isotipes and Old Bones. Archaeometry 50(6):925 - 950.

López-Camelo J, Orioli I, Dutra M, Nazer-Herrera J, Rivera N, Ojeda M, Canessa A, Wettig E, Fontannaz A, Mellado C et al. . 2005. Reduction of birth prevalence rates of neural tube defects after folic acid fortification in Chile. American Journal of Medical Genetics 135A(2):120 - 125.

Lucas M. 1985. The analysis of dental wear and caries for dietary reconstruction. En: Gilbert R y Mielke J, editores. The Analysis of Prehistoric Diets. Orlando: Academic Press. p 307 - 338. Luckacs J. 1989. Dental paleopathology: methods for reconstructing dietary patterns. En: İşcan Y y Kennedy K, editores. Reconstructing Life from the Skeleton. New York: Alan Liss. p 261 - 286.

Mahoney-Swales D y Nystrom P. 2009. Skeletal Manifestation of Non-Adult Scurvy from Early dieval Northumbria: The Black Gate Cemetary, Newcastle-upon-Tyne. En: Lewis M y Clegg M, editores. Proceedings of the Ninth Annual Conference of the British Association for Biological Anthropology and Osteoarchaeology. Oxford: Archaeopress. p 31 - 41.

Mandigan M, Martinko J y Parker J. 2004. Broock Biología de los Microorganismos. Madrid: Pearson Practice Hall.

Márquez L. 2006. Transición de la salud en Tlatlilco y el surgimiento del Estado en Cuicuilco. En: Marquez L y Hernández P, editores. Salud y Sociedad en el México prehispánico y colonial. México D. F.: Escuela Nacional de Antropología e Historia. p 151 - 210.

Márquez L y González E. 2006. Salud, nutrición y desigualdad social en Monte Albán durante el clásico. En: Márquez L y Hernández P, editores. Sociedad y Salud en el México Prehispánico y Colonial. México: Conaculta-INAH-Promep. p 211 - 232.

Márquez L y Hernández P. 2006a. Los mayas prehispánicos. Balance de salud y nutrición en grupos del clásico y el posclásico. En: Márquez L y Hernández P, editores. Sociedad y Salud en el México Prehispánico y Colonial. México: Conaculta-INAH-Promep. p 73 - 102.

Márquez L y Hernández P. 2006b. ¿Privilegios en la salud? Testimonio osteológico de un sector de la élite de Palenque. En: Márquez L y Hernández P, editores. Sociedad y Salud en el México Prehispánico y Colonial. México: Conaculta-INAH-Promep. p 265 - 290.

Márquez L, McCaa R, Storey R y Del Angel A. 2002. Health and Nutrition in Pre-hispanic Mesoamerica. En: Steckel R y Rose J, editores. The Backbone of History Health and Nutrition in the Western Hemisphere. New York: Cambridge University Press. p 307 - 340.

Martin D, Goodman A y Armelagos G. 1985. Skeletal pathologies as indicators of quality and quantity of diet. En: Gilbert R y Mielke J, editores. The Analysis of Prehistorics Diets. Orlando: Academic Press. p 227 - 279.

Mathews C, Van Holde K y Ahern K. 2002. Bioquímica. Madrid: Pearson Practice Hall.

McKenzie SB, editor. 2002. Hematología Clínica. Segunda ed. México: Manual Moderno.

McLaren D. 1993. La nutrición y sus trastornos. México: Manual Moderno.

McLaren D y Read W. 1976. Weight/lenght classification of nutritional status. Lancet 2:146 - 148.

Mejía G. 2012. Elementos traza aplicados al análisis de la paleodieta en Teopancazco. En: Manzanilla L, editor. Estudios arqueométricos del Centro de Barrio de Teopancazco en Teotihuacan. México: Instituto de Investigaciones Antropológicas UNAM. p 325 - 345.

Mensforth R, Lovejoy CO, Lallo J y Armelagos G. 1978. Part Two: The role of constitutional factors, diet, and infectious disease in the etiology of porotic hyperostosis and periosteal reactions in prehistoric infants and children. Medical Anthropology 2:1 - 59.

Moncrieff M y Fadahunsi T. 1974. Congenital rickets due to maternal vitamin D deficiency. Arch Dis Child 49:810 - 811.

Morales P, Cienfuegos E, Manzanilla L y Otero F. 2012. Estudio de la paleodieta empleando isotopos estables de los elementos Carbono, Oxígeno y Nitrógeno en restos humanos y fauna, encontrados en el Barrio de Teopancazco, Teotihuacan. En: Manzanilla L, editor. Estudios arqueométricos del Centro de Barrio de Teopancazco en Teotihuacan. México: Instituto de Investigaciones Antropológicas. p 347- 423.

Muthayya S. 2009. Maternal nutrition & low birth weight - what is really important? Indian Journal of Medical Research. p 600 - 608.

Neves W y Wesolowski V. 2002. Economy, Nutrition, and Disease in Prehistoric Coastal Brazil: A Case Study of Santa Catarina. En: Steckel R y Rose J, editores. The Backnone History: Heatlth and Nutrition in The Western Hemisphere. New York: Cambridge University Press. p 376 - 400.

Organ J, Teaford M y Larsen C. 2005. Dietary Inferences From Dental Occlusal Microwear at Mission San Luis de Apalachee. American Journal of Physical Anthropology 128:801 - 811.

Ortner D, editor. 2003. Identification of Pathological Conditions in Human Skeletal Remains. Second ed. London: Elsevier Academic Press.

Ortner D y Ericksen M. 1997. Bone changes in the human skull probably resulting from scurvy in infancy and childhood. International Journal of Osteoarchaeology 7(3):212 - 220.

Ortner D y Putschar W. 1981. Identification of paleopathological conditions in human skeletal remains. Washington D. C.: Smithsonian Institution Press.

Ortner D y Theobald G. 2000. Paleopathological Evidence of Malnutrition. En: Kiple K y Coneè K, editores. The Cambridge World History of Food. New York: Cambridge University Press. p 34 - 44.

Palacios M y Román R. 1994. Algunas reflexiones sobre estudios de patrones alimentarios y su relación con la salud. En: Shoko M y Pérez M, editores. Sociedad, economía y cultura alimentaria. México: Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo A.C. y Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social. p 329 - 343.

Palkovich A. 1987. Endemic disease patterns in paleopathology: porotic hyperostosis. American Journal of Physical Anthropology 74:527 - 537.

Pate F. 1994. Bone Chemetry and Paleodiet. Journal of Archaeological Method and Theory 1:161 - 209.

Pelto G, Goodman A y Dufour D. 2000. The biocultural perspective in nutritional anthropology. En: Goodman A, Dufour D y Pelto G, editores. Nutritional Anthropology Biocultural perspectives on food and nutrition. Londres - Toronto: Mayfield Publishing Company. p 1 - 9.

Peña E. 2012. Enfoque biocultural en antropología. Alimentación-nutrición y salud-enfermedad en Santiago de Anaya, Hidalgo. México: Instituto Nacional de Antropología e Historia.

Petrich P. 1987. Hombres de maíz, hombres de carne. Rev UNESCO El hombre y lo que come Alimentación y cultura Mayo:10 - 13.

Pettifor J. 2008. Vitamin D &/or calcium deficiency rickets in infants & children: a global perspective. Indian Journal of Medical Research. p 245 - 249.

Pezo L y Eggers S. 2010. The Usefulness of Caries Frequency, Depth, and Location in Determining Cariogenicity and Past Subsistence: A Test on Early and Later Agriculturalists From the Peruvian Coast. American Journal of Physical Anthropology 143:75 - 91.

Post D. 2002. Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position: Models, Methods and Assumptions. Ecology 83(3):703 - 718.

Reitsema L. 2013. Beyond Diet Reconstruction: Stable Isotope Applications to Human Physiology, Health and Nutrition. American Journal of Physical Anthropology 25:445 - 456.

Rodríguez Cuenca J. 2006. Las enfermedades en las condiciones de vida prehispánica de Colombia. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

Schoeninger M. 1985. Trophic level effects on 15N/14N and 13C/12C ratios in bone collagen and strontium levels in bone mineral. Journal of Human Evolution 14(5):515-525.

Schoeninger M. 1989. Reconstructing prehistoric human diet. En: Price D, editor. Chemestry of Prehistoric Human Bone. Cambridge: Cambridge University Press. p 38 - 67.

Schoeninger M, DeNiro M y Henrik T. 1983. Stable Nitrogen Isotope Ratios of Bone Collagen Reflect Marine and Terrestrial Components of Prehistoric Human Diet. Science, New Series 220(4604):1381 - 1383.

Schwarcz H y Schoeninger M. 1991. Stable Isotope Analyses in Human Nutritional Ecology. Yearbook of Physical Anthropology 34:283 - 321.

Scott R y Turner II C. 1988. Dental Anthropology. Annual Review of Anthropology 17:99 - 26.

Sellen D. 2001. Comparison of Infant Feeding Patterns Reported for Nonindustrial Populations with Current Recommendations. Journal of Nutrition 131(10):2707 - 2715.

Sellen D y Smay D. 2001. Relationship between subsistence and age at weaning in “preindustrial” societies. Human Nature 12(1):47-87.

Sillen A, Selay J y van der Merwe N. 1989. Chemistry and Paleodietary Research: No More Easy Answers. American Antiquity 54(3):504 - 512.

Sofaer J. 2006. Body as material culture. En: Sofaer J, editor. The Body as Material Culture, A Theoretical Osteoarchaeology. Cambridge: Cambridge University Press. p 1 - 31.

Steckel R y Rose J, editores. 2002. The Backbone of History. Health and Nutrition in The Western Hemispehre. New York: Cambridge University Press.

Storey R. 2009. Hetrogenidad individual, fragilidad y la paradoja osteológica. En: Gonzáles E y Márquez L, editores. Paradigmas y retos de la bioarqueología mexicana. México: promeP - INAH - Conaculta. p 191 - 216.

Stuart-Macadam P. 1985. Porotic hyperostosis: representative of a childhood condition. American Journal of Physical Anthropology 66:391 - 398.

Stuart-Macadam P. 1987. Porotic hyperostosis: new evidence to support the anemia theory. American Journal of Physical Anthropology 74:521 - 526.

Stuart-Macadam P. 1989. Porotic hyperostosis: relationship between orbital and vault lesions. American Journal of Physical Anthropology 80:187 - 193.

Stuart-Macadam P. 1991. Porotic hyperostosis: a new perspective. American Journal of Physical Anthropology 87:39 - 47.

Tykot R. 2006. Isotope Analyses and Histories of Maize. En: Tykot R y Benz B, editores. Histories of Maize. San Diego: Elsevier. p 131 - 142.

Ubelaker D, Katzenberg A y Doyon L. 1995. Status and Diet in Precontact Highland Ecuador. American Journal of Physical Anthropology 97:403 - 411.

Ubelaker D y Newson L. 2002. Patterns of Health and Nutrition in Prehistoric and Historic Ecuador.

En: Steckel R y Rose J, editores. The Backbone of History: Hetalth and Nutrition in The Western Hemisphere. New York: Cambridge university Press. p 343 - 375.

Usher B. 2000. A Multistate Model of Health and Mortality for Paleodemography: The Tirup Cementery. Pennsylvania: Pennsylvania State University.

van der Hammen T, Correal G y van Klinken G. 1992. Isotopos estables y dieta del hombre prehistorico en la sabana de Bogotá. Boletín de Arqueología. p 3 - 10

Van der Merwe A, Steyn M y Maat J. 2010. Adult scurvy in skeletal remains of late 19th century mineworkers in Kimberley, South Africa. International Journal of Osteoarchaeology 20(3):307 - 316.

Vargas L. 1992. ¿Por qué comemos lo que comemos? Antropológicas Julio:24 - 31.

Walker P, Bathurst R, Richman R, Gjerdrum T y Andrushko V. 2009. The causes of porotic hyperostosis and cribra orbitalia: A reappraisal of the iron-deficiency-anemia hypothesis. American Journal of Physical Anthropology 139(2):109-125.

Warinner C. 2010. Life and Death at Teposcolula Yucundaa: Mortuary, Arceogenetic and Isotopic Investigations of early Colonial Period in Mexico [Investigation]. Cambridge: Harvard University.

White C, Healy P y Schwarcz H. 1993. Intensive Agriculture, Social Status, and Maya Diet at Pacbitun, Belize. Journal of Anthropological Research 49(4):347 - 375.

White C, Pendergast D, Longstaffe F y Law K. 2001. Social Complexity and Food Systems at Altun Ha, Belize: The Isotopic Evidence. Latin American Antiquity 12(4):371 - 393.

White T. 2000. Human Osteology. San Diego: Academic Press.

Whittingtong R. 1997. Commoner diet at Copán: Insights from stable isotopes and porotic hyperostosis. En: Dutro N, editor. Bones of the Maya. Washington: Smithsonian Institution Press. p 157 - 170.

Williams J, White C y Longstaffe F. 2005. Trophic level and macronutrient shift effects associated with the weaning process in the postclassic Maya. American Journal of Physical Anthropology 128(4):781-790.

Wing E y Brown A. 1979. Paleonutrition. New York: Academic Press.

Wood J, Milner G, Harpending H y Weiss K. 1992. Osteological paradox: Problems of Inferring Prehistoric Health from Skeletal Samples. Current Anthropology 33(4):343 - 370.

Wright LE y Schwarcz H. 1999. Correspondence Between Stable Carbon, Oxygen and Nitrogen

Isotopes in Human Tooth Enamel and Dentine: Infant Diets at Kaminaljuyú. Journal of Archaeological Science 26:1159 - 1170.

Wright LE y Schwarcz HP. 1998. Stable carbon and oxygen isotopes in human tooth enamel:

Identifying breastfeeding and weaning in prehistory. American Journal of Physical Anthropology 106(1):1-18.

Wright LE y White C. 1996. Human Biology in the Classic Maya Collapse: Evidence from Paleopathology and Paleodiet. Journal of World Prehistory 10(2):147 - 198.

Yesner D, Figuerero M, Guichon R y Borrero L. 2003. Stable isotope analysis of human bone and ethnohistoric subsistence patterns in Tierra del Fuego. Journal of Anthropological Archaeology 22:279 - 291.

CAPÍTULO 12. PALEOPATOLOGÍA: INTERPRETACIONES ACTUALES SOBRE LA SALUD EN EL PASADO.

A la memoria de nuestro querido Adauto Araujo

SUBY JORGE A [1], LUNA LEANDRO HERNÁN [2], ARANDA CLAUDIA M.[3] y FLENSBORG GUSTAVO A.[4]

[1] Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires. jasuby@conicet.gov.ar
[2] Universidad de Buenos Aires, Argentina. lunaranda@gmail.com
[3] Universidad de Buenos Aires, Argentina. arandaclau@gmail.com
[4] Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires. gflensbo@soc.unicen.edu.ar

1. INTRODUCCIÓN

La paleopatología investiga la evolución de las enfermedades en el pasado y las formas en las cuales las sociedades humanas se adaptan a ellas y a su medio ambiente (Zuckerman et al., 2012). Desde esta perspectiva evolutiva, las investigaciones paleopatológicas en la actualidad intentan ofrecer aportes acerca de la influencia de factores biológicos, socioeconómicos y culturales (e.g., dieta, conflictos sociales, demografía, etc.) sobre la salud de las sociedades humanas en escalas individuales y poblacionales. Este capítulo presenta el camino recorrido por esta disciplina hasta alcanzar el nivel de desarrollo actual, analizando sus conceptos teóricos y metodológicos más importantes. Al mismo tiempo, se discuten los aspectos que son objeto de mayor debate en la actualidad y los avances más destacados logrados durante las últimas décadas. Finalmente, se

analiza la situación actual sobre el desarrollo de la paleopatología en Latinoamérica y los próximos desafíos que deberá afrontar.

La mayor parte de la información paleopatológica proviene del análisis de fuentes primarias, principalmente restos humanos esqueletizados, momificados y/o calcificados, ya sea a partir de su inspección directa o por medio de estudios radiológicos, histológicos y moleculares. No obstante, distintas evidencias secundarias, como la información obtenida a partir de micro-organismos asociados a los restos humanos o de las fuentes iconográficas, históricas y etnográficas, pueden proveer datos relevantes desde una perspectiva paleopatológica. En este capítulo se hará especial énfasis en los logros obtenidos a partir del estudio de restos esqueletales, dado que comparativamente son los más abundantes dentro del conjunto de evidencias disponibles (Ortner, 2003). Asimismo, se desarrollaran las principales líneas de evidencia que generalmente suelen estudiarse en las series esqueletales: indicadores de estrés sistémico, patologías dento-alveolares, procesos infecciosos y traumáticos y enfermedades degenerativas articulares y cambios entésicos (ver descripciones detalladas más abajo).

2. Historia general de la paleopatología

La paleopatología, al igual que otras muchas disciplinas científicas, atravesó importantes transformaciones. En general, las evaluaciones históricas (Waldron, 1994; Aufderheide y Rodríguez-Martín, 1998; Cook y Powell, 2006; Buikstra y Roberts, 2012; Grauer, 2012; Zuckerman et al., 2012) coinciden en que los primeros antecedentes reconocidos de estudios de enfermedades en restos arqueológicos y paleontológicos, tanto humanos como animales, datan al menos del siglo XVI. Los análisis iniciales intentaban simplemente diagnosticar hallazgos patológicos a nivel individual, satisfaciendo la curiosidad personal de algunos médicos y anatomistas principalmente de Europa y procurando aportar datos acerca del origen y la antigüedad de algunas enfermedades. Esta tendencia, caracterizada por reportes aislados y descriptivos, se mantuvo invariable hasta mediados del siglo XIX. A fines de ese siglo floreció un número cada vez mayor de informes de casos patológicos en restos humanos, sobre todo en Europa y Estados Unidos, siendo Moodie, Virchow, Ruffer, Hrdlička y Wood-Jones algunos de los pioneros más reconocidos (Cook y Powell, 2006; Buikstra y Roberts, 2012). Según Waldron (1994), el crecimiento en la cantidad de trabajos sobre paleopatología fue el resultado del hallazgo de abundantes restos humanos provenientes de poblaciones nativas en América del Norte, de fósiles de homínidos en Europa y de la excavación sistemática de cementerios

en Nubia (Egipto y Sudán). Los análisis durante ese período continuaron siendo descriptivos y en general no consideraban los datos arqueológicos contextuales ni la influencia cultural sobre las enfermedades, probablemente debido a la formación médica de la mayoría de los investigadores (Mays, 1997; Cook y Powell, 2006). Al mismo tiempo, los desarrollos en epidemiología y demografía, junto con los avances tecnológicos en el campo de la radiología y la histología, comenzaron a ser utilizados como herramientas para obtener información adicional y precisar los diagnósticos paleopatológicos (Chhem y Brothwell, 2008; Zuckerman et al., 2012; Assis, 2013).

Quizás el primer paso destacado hacia la paleopatología moderna fueron las investigaciones realizadas por Hooton (1930) en restos humanos de grupos nativos americanos procedentes de Pecos Pueblo (Nuevo México, Estados Unidos), quien trató los datos obtenidos de manera estadística, presentando información acerca de la prevalencia de distintos tipos de lesiones patológicas e interpretadas no sólo considerando evidencias biológicas sino también culturales. Este análisis implicó un avance teórico y metodológico sustancial hacia interpretaciones poblacionales, introduciendo una gradual estandarización de métodos y conceptos que derivó posteriormente en la caracterización de la paleopatología como disciplina científica moderna (Aufderheide y Rodríguez-Martín, 1998).

Sin embargo, según algunos autores (e.g., Buikstra y Cook, 1980) fueron escasos los progresos producidos en el ámbito de la paleopatología hasta mediados del siglo XX. En contraste, los desarrollos efectuados durante ese período en arqueología, antropología biológica y biología evolutiva fueron abundantes, abandonándose progresivamente las concepciones raciales, reemplazadas por perspectivas ecológicas y evolutivas en escalas poblacionales. Estos cambios conceptuales finalmente fueron la base de los fundamentos teóricos adoptados posteriormente por la paleopatología, la cual inició un proceso de abandono de las perspectivas íntegramente clínicas y tipologistas, con interés en casos de estudio muy puntuales, para abordar el estudio de las enfermedades considerando sus contextos sociales, culturales y evolutivos (Buikstra y Cook, 1980; Zuckerman et al., 2012).

Durante la segunda mitad del siglo XX, la paleopatología modificó sustancialmente sus conceptos teóricos y metodológicos. En especial, los estudios desarrollados desde la década de 1960 marcaron lo que fue considerado por algunos autores como el renacimiento de la disciplina, transformándose en una especialidad independiente (Buikstra y Cook, 1980; Zuckerman et al., 2012). Para ello fueron fundamentales los avances en el análisis de los indicadores de estrés en conjuntos esqueletales, focalizados en sus inicios en la interpretación de los cambios en la salud asociados a la

adopción de la agricultura y la colonización de América (e.g., Cohen, 1984, 1994, 1997; Cohen y Armelagos, 1984; Verano y Ubelaker, 1992). Asimismo, Buikstra (1977) propuso el desarrollo de un programa pionero de bioarqueología que marcó un nuevo camino en la interpretación de los análisis paleopatológicos desde una perspectiva biocultural y poblacional, integrando los resultados con información vinculada a la organización social y funeraria, los patrones de actividades, la división del trabajo, los datos derivados de los estudios paleodemográficos, los movimientos poblacionales y las relaciones biológicas (e.g., Cohen y Armelagos 1984, Larsen, 1987; Buikstra et al., 1990; Bush y Zvelevil, 1991; Boyd, 1996; Agarwal y Glencross 2011; Pinhasi y Stock 2011; Martin et al. 2013; Knüsell y Smith 2014). También durante las décadas de 1970 y 1980 se iniciaron espacios formales de discusión y se conformaron asociaciones nacionales e internacionales de antropología biológica y paleopatología en distintos países, las cuales posibilitaron un intercambio de conocimientos más fluido y la generación de profundos debates entre especialistas de distintas áreas afines. En conjunto, estos cambios llevaron a modificar los objetivos originales de la disciplina hasta lograr un nivel de mayor complejidad, buscando comprender el desarrollo y las características de la evolución de las enfermedades y cómo la salud es modificada por la dinámica interna de las sociedades humanas.

3. AVANCES TEÓRICOS

Los avances logrados por la paleopatología fueron abundantes y evidentes, en particular a partir de la introducción de las nociones de estrés y las interpretaciones bioculturales (e.g., Goodman et al., 1988; Temple y Goodman 2014). Los conceptos teórico-metodológicos generales sobre los que descansa la disciplina son relativamente sólidos, aunque una serie de aspectos centrales fueron o son actualmente centro de críticas y reevaluaciones dinámicas. Entre ellos, las posibilidades y dificultades que presenta el diagnóstico diferencial de patologías en restos arqueológicos, es decir el proceso racional mediante el cual se intenta identificar una determinada enfermedad a partir de sus manifestaciones osteológicas, ha sido un punto de nutrido debate (Ortner, 2012). Debido a que las respuestas biológicas de los tejidos óseos y dentales son limitadas frente a la amplia cantidad de estresores que los afectan, en la mayoría de los casos las lesiones identificadas no pueden ser directamente asociadas a una causa específica, por lo que los diagnósticos suelen conllevar un alto porcentaje de incertidumbre (Miller et al., 1996). Las orientaciones actuales han dejado de lado las viejas intenciones de lograr diagnósticos específicos y definitivos a partir del análisis de los restos humanos. Por el contrario, se sugiere que el procedimiento más adecuado incluye realizar

descripciones detalladas usando terminologías precisas de las lesiones observadas, basadas en hipótesis rigurosas a partir de los conocimientos previos, para luego proponer uno o más grupos etiológicos posibles (Buikstra y Cook, 1980; Miller et al., 1996; Ortner, 2012). Aun así, en numerosos casos la asignación de la etiología de las lesiones no resulta simple por la incompleta comprensión de la dinámica de muchas patologías y por la misma naturaleza arbitraria y no biológica de los sistemas clasificatorios (Ortner, 2012). La incorporación de información clínica actual resulta fundamental durante el proceso de diagnóstico diferencial. Sin embargo, la integración de los datos médicos, biológicos y arqueológicos en las investigaciones paleopatológicas continúa siendo incompleta. Este aspecto constituye un problema complejo de resolver, en especial debido a las dificultades de interacción entre disciplinas que estudian las enfermedades en la actualidad y en el pasado (Roberts, 2009; Mays, 2012). Por último, el desarrollo de métodos digitales e informáticos (e.g., fotografía digital, internet y archivos en formato PDF -*portable document format*-) para la documentación y transferencia de la información y la publicación y acceso a extensas bases de datos, permitieron una mayor disponibilidad de conocimiento en el campo disciplinar, con mayor detalle y eventualmente una mayor rigurosidad en la información publicada.

Los abordajes recientes se orientan no sólo a la identificación de patologías en casos individuales, los cuales continúan teniendo valor como aporte para el desarrollo de meta-análisis más generales (Mays, 2012), sino también al estudio de conjuntos esqueletales. Estos últimos permiten interpretar la variabilidad del impacto de los agentes patológicos en escalas poblacionales, sus cambios a través del tiempo y su asociación con los patrones de conducta. Los aportes producidos por la paleodemografía y la paleoepidemiología impulsaron algunos de los debates más importantes en la paleopatología, los cuales contribuyeron a mejorar la articulación de la información sobre la salud y la enfermedad con los patrones de la dinámica poblacional. Entre las principales discusiones planteadas en torno a la paleodemografía se destacan las propuestas introducidas por Bocquet-Appel y Masset (1982), quienes subrayaron la imposibilidad de alcanzar interpretaciones paleodemográficas confiables. Algunos de los cuestionamientos se basan en problemas asociados a la naturaleza misma de las muestras arqueológicas, mientras otros son el resultado de dificultades metodológicas que requieren mayor atención. Entre estas últimas se destacan la determinación sexual de individuos subadultos y la variabilidad en la estimación de la edad de muerte de individuos adultos. Sobre ambos aspectos se propusieron ajustes de las metodologías existentes y se desarrollaron nuevos métodos (e.g., Schmitt et al., 2006; Black y Ferguson, 2011). La conformación y estudio de colecciones de

esqueletos identificados, algunas recientes y otras desde inicios del siglo XX (e.g., Isçan y Miller-Shaivitz, 1986; Tobias, 1991; Cunha, 1995; Cox, 1996; Usher, 2002; Hunt y Albanese, 2005; Cardoso, 2006; Komar y Grivas, 2008; Dayal et al., 2009; Bosio et al., 2012; Salceda et al., 2012), resultan de gran valor para estos progresos. Por lo tanto, si bien estos planteos obligaron a reconocer las dificultades que enfrentan los análisis paleodemográficos, a la vez permitieron resaltar sus potencialidades (Van Gerven y Armelagos, 1983; Bocquet-Appel, 2002; Bocquet-Appel y Dubouloz, 2004; Milner y Boldsen, 2012).

De manera similar, la propuesta teórica conocida como *paradoja osteológica* (Wood et al., 1992) remarcó las falencias de los trabajos paleoepidemiológicos, considerando las diferencias entre las poblaciones vivas y las poblaciones antiguas estudiadas a partir de colecciones esqueletales. *La paradoja osteológica* se refiere al hecho de que los conjuntos de individuos con frecuencias de lesiones patológicas más altas podrían haber tenido mejores condiciones de salud que aquellos con menores indicios de enfermedades. El razonamiento es que éstos podrían haber muerto sin desarrollar lesiones óseas debido a que estaban muy enfermos y el tiempo de evolución de las patologías era muy rápido. Por el contrario, individuos con mejor condición física e inmunológica podrían haber tenido mejor respuesta a la enfermedad y mayor tiempo para el desarrollo de lesiones. Estos argumentos, aunque generalmente aceptados, abrieron discusiones posteriores que aportaron posibles soluciones, especialmente basadas en la necesidad de un análisis conjunto e integrado de diferentes evidencias independientes (Goodman, 1993; Cohen, 1994; Wright y Yoder, 2003; Dewitte y Stojanowski, 2015, Cadena, en este volumen).

4. Avances metodológicos

Los avances metodológicos y técnicos, en especial aquellos desarrollados en ámbitos médico-clínicos y biológicos, han permitido mejorar distintos aspectos de las investigaciones paleopatológicas, incluyendo el proceso de diagnóstico diferencial. Dado que algunos de ellos son de carácter destructivo e invasivo, deben ser adecuadamente seleccionados siguiendo estándares éticos y criterios rigurosos que focalicen en responder preguntas concretas y relevantes a la investigación que se aborda, basadas en la construcción de hipótesis previas (Wilbur et al., 2009; Grauer, 2012; Martin et al., 2013).

La radiografía convencional, empleada frecuentemente por su accesibilidad y menor costo en relación a otros métodos diagnósticos, permite la observación de lesiones internas que no pueden ser

evaluadas a simple vista, mejorando su identificación y extensión, aunque en muchos casos su resolución no permite detectar defectos sutiles (ver por ejemplo Chhem y Brothwell, 2008). Sin embargo, se ha propuesto que los rayos x pueden tener efectos negativos sobre la preservación del ADN, dificultando los análisis moleculares posteriores (Buikstra, 2010; Spigelman et al., 2012), por lo que deben ser empleados criteriosamente. De manera similar, la tomografía computada hace posible el análisis de estructuras internas, pero con una alta resolución y en múltiples ejes de visualización. Estas técnicas, al igual que las imágenes tomadas a través de video-endoscopias, han sido particularmente útiles en el estudio de restos momificados (Etxeberria et al., 2000; Previgliano et al., 2003; Arriaza et al., 2010; Watson et al., 2011). Además, el empleo de distintos métodos radiográficos y densitométricos permiten aproximaciones para el estudio de la osteopenia y la osteoporosis desde un punto de vista antropológico y evolutivo (e.g., Agarwal y Stout, 2003; Brickley e Ives, 2008; Curate, 2013).

Las técnicas moleculares resultan útiles en las determinaciones sexuales de los individuos, incluyendo restos fragmentados, mezclados y cremados, en el estudio de las relaciones biológicas entre individuos y poblaciones, y en la identificación de agentes infecciosos en restos humanos, como virus, bacterias y parásitos (Roberts, 2009). Las investigaciones moleculares de patógenos han aportado importantes evidencias acerca de su dispersión e historia evolutiva (e.g., Arnold, 2007; Zink et al., 2007; Smith et al., 2009; Holloway et al., 2011; Han y Silva, 2014). Sin embargo, deben ser consideradas algunas limitaciones. La contaminación de las muestras arqueológicas con ADN actual constituye quizás el mayor motivo de cautela (Wilbur et al., 2009). Se han propuesto protocolos rigurosos para intentar evitar este problema, desde el trabajo de campo hasta el laboratorio, aunque de todas formas no garantizan la ausencia de contaminaciones (Spigelman et al., 2012). Además, la detección positiva de patógenos no implica que el individuo haya desarrollado la enfermedad, y de manera similar, un resultado negativo no significa necesariamente que el individuo no haya estado infectado (Wilbur et al., 2009). A pesar de estas consideraciones, las contribuciones de los análisis moleculares han sido tan abundantes como importantes. Como parte de los últimos avances en este tipo de estudios, la *Next-Generation Sequencing* (NGS), introducida en 2005, es un método para la secuenciación de genomas (ADN y ARN) a partir de segmentos pequeños, que produce resultados en mayor cantidad y con mayor rapidez que la *Polymerase Chain Reaction* - PCR (Jay Shendure y Ji, 2008; Reis-Filho, 2009). Esta nueva tecnología, empleada actualmente para llevar adelante una innumerable cantidad de objetivos biológicos y biomédicos, es también usada en investigaciones de

patologías en el pasado, como por ejemplo el cáncer y las enfermedades infecciosas y autoinmunes. Se destaca su empleo en el estudio de la evolución genética humana (Anastasiou y Mirchell, 2013) y de diferentes enfermedades en el pasado, incluyendo tuberculosis (Bowman et al., 2014), *Yersinia pestis* (Knapp, 2011; Devault et al., 2014) y lepra (Gausterer et al., 2014).

También en el estudio de tuberculosis ha mostrado tener valor el análisis de ácidos micólicos, debido a la capacidad de las micobacterias para sintetizar esta clase particular de ácidos grasos de cadena larga (Gernaey et al., 2001). Su empleo ha comenzado a ser empleado con mayor frecuencia durante los últimos años (Hershkovitz et al., 2008; Mark et al., 2010; Masson et al., 2013; Borowska-Strugińska et al., 2014).

Los análisis químicos de isótopos estables de la fracción orgánica (e.g. carbono y nitrógeno) y de la fracción inorgánica (e.g., apatita), así como el estudio botánico de fitolitos incluidos en el tártaro dental son fundamentales para obtener información sobre dietas humanas del pasado (Greene et al., 2005; Hutchinson y Norr, 2006; Eerkens et al., 2014). Los estudios paleodietarios resultan de gran utilidad en las investigaciones paleopatológicas, particularmente por dos motivos. Por un lado, una dieta inadecuada puede producir deficiencias nutricionales y afectar el sistema inmunológico, dejando a los individuos vulnerables al desarrollo de enfermedades. Por otro, un déficit de nutrientes puede propiciar el desarrollo de patologías específicas, como el escorbuto y la osteomalacia, entre muchas otras (Brickley e Ives, 2008; Armelagos et al., 2014; Cadena, en este volumen). La información de isótopos estables a partir de su interpretación en base a información ecológica, alcanzaron un alto nivel de desarrollo que permiten identificar patrones y cambios en las dietas humanas. Su integración en contextos paleopatológicos posibilita, por ejemplo, evaluaciones del impacto de la incorporación de la agricultura y de la colonización europea sobre la salud de diversas sociedades de América (Cohen y Armelagos, 1984; Verano y Ubelaker, 1992; Pinhasi y Stock, 2011).

Por último, aunque empleados con menor frecuencia, los análisis histológicos permiten el estudio microscópico de las lesiones óseas, contribuyendo al diagnóstico diferencial a través de la identificación de patrones generales de neoformación y/o destrucción ósea (Turner-Walker y Mays, 2008). Debido a su dificultad técnica y naturaleza destructiva (aunque Pfeiffer, 2000 la describe como una transformación debido a que el tejido óseo puede continuar estudiándose a través del microscopio), los métodos histológicos generalmente son sólo aplicados en casos ocasionales y de importancia manifiesta.

5. PRINCIPALES EVIDENCIAS PRIMARIAS

a. INDICADORES DE ESTRÉS SISTÉMICO

El relevamiento de los indicadores de estrés sistémico, en especial las hipoplasias del esmalte y las hipocalcificaciones dentales, la hiperostosis porótica (Figura 1) y la *cribra orbitalia* (Figura 2**),** tuvieron una marcada influencia en los estudios paleopatológicos desde su propuesta inicial durante la década de 1970 (e.g., El-Najjar et al., 1976; Lallo et al., 1977; Mensforth et al., 1978). Dado que se trata de indicadores inespecíficos, no es posible conocer la causa que los produjo y no suelen presentar asociaciones estadísticamente significativas entre ellos. Por ejemplo, la etiología y significado biológico de la hiperostosis porótica y la *cribra orbitalia* son motivo de constante discusión desde hace varios años. Aunque estas manifestaciones patológicas en el cráneo son atribuidas al desarrollo de anemia, no está claro aún cuáles podrían ser las causas específicas que la producen. La explicación más habitual asocia las evidencias esqueletales porosas con la anemia ferropénica (Stuart Macadam, 1985, 1989, 1998), producida por trastornos dietarios, metabólicos, genéticos o infecciosos, por lo que deben considerarse distintos factores biológicos y culturales en su interpretación (Stuart-Macadam, 1998; Wapler et al., 2004; Blom et al., 2005; Walker et al., 2009). Sin embargo, en los últimos años también se ha reconocido la posible influencia de anemias megaloblásticas en su formación (Hershkovitz et al., 1997; Walker et al., 2009; Mays, 2012).



Figura 1. Hiperostosis porótica en parietales de un individuo subadulto. Sitio Bajada de las Tropas 1, Malargüe, Mendoza, Argentina.



Figura 2. *Cribra orbitalia* activa en un individuo subadulto. Bebé de la Troya, valle de Fiambalá, Catamarca, Argentina.

Las hipoplasias y las hipocalcificaciones dentales son alteraciones en la estructura y mineralización del esmalte que se producen como consecuencia del impacto de estresores de etiología muy variada en el sistema corporal durante la etapa de crecimiento y desarrollo del individuo (Hillson, 1996, 2000). Su análisis permite establecer patrones de cambio recurrentes en el desarrollo de los modos de subsistencia humanos e identificar situaciones de morbilidad y mortalidad diferencial para muestras osteológicas procedentes de diferentes contextos socioambientales (Goodman y Armelagos, 1988; Goodman et al., 1988; Goodman y Rose, 1990; Goodman, 1991, 1993; Duray, 1996; King et al., 2005; Boldsen, 2007).

En general, los indicadores de estrés sistémico, cuando son evaluados en conjunto, permiten establecer inferencias generales de la salud poblacional. Considerando su naturaleza multifactorial, deben ser analizados de manera detallada e integrada con otros datos independientes, incluyendo no sólo información antropológica sino también la derivada de investigaciones clínicas atuales que permitan su interpretación biológica.

b. Estudios de la salud bucal

Los estudios sobre la salud bucal contribuyen a conocer procesos adaptativos, entre ellos prácticas de higiene y patrones de consumo alimenticio de las sociedades del pasado (Huss-Ashmore et al., 1982). Suelen considerarse en forma conjunta variables como la caries, el cálculo (o tártaro) dental, el desgaste dental, las lesiones periapicales, la enfermedad periodontal y la pérdida dental *antemortem*, a los efectos de desarrollar análisis comparativos que precisen cuáles fueron las interrelaciones entre ellas y definan la existencia de diferentes estrategias adaptativas (Hillson, 2000).

Las caries se producen como consecuencia de procesos infecciosos en la corona dental o en la raíz y son usualmente utilizadas para inferir el tipo de dieta consumida, ya que suelen observarse prevalencias altas en aquellos individuos que consumieron sistemáticamente alimentos ricos en carbohidratos (Hillson, 2001), como por ejemplo el maíz y el algarrobo. El cálculo dental es un remanente calcificado de la placa bacteriana que se acumula en las zonas no oclusales de los dientes y promueven primero la inflamación de los tejidos bucales y luego la enfermedad periodontal. Sus frecuencias suelen estar directamente relacionadas con las prácticas de higiene de los individuos, aunque la dieta tiene un rol importante en las interpretaciones, cuyo debate se centra en la influencia que tienen los carbohidratos y/o las proteínas en la alcalinidad del ambiente oral que favorece la precipitación de minerales en los dientes (Lieverse, 1999; Greene et al., 2005). A través de estudios microscópicos del contenido del tártaro se puede obtener información adicional sobre el tipo de alimento consumido (Piperno, 2006; Boyadjian et al., 2007, Wesoloski et al., 2010; Weyrich et al., 2015). Por otra parte, el desgaste dental es un proceso fisiológico normal que implica la destrucción progresiva de la corona como consecuencia del estrés mecánico crónico. Una gran cantidad de agentes, como la edad del individuo, la dureza de la comida consumida, las técnicas de su preparación, el uso de la dentición en funciones paramasticatorias y las modificaciones dentarias intencionales, afectan el grado de intensidad y la forma del desgaste dental, motivo por el cual debe ser considerado un indicador mecánico de etiología multifactorial (Grippo et al., 2004; Reichart et al.,

2008; Deter, 2009). Las lesiones periapicales, denominadas también abscesos, son las manifestaciones directas de una enfermedad pulpo-alveolar localizada, cuyo proceso se inicia con una infección de la pulpa debido a múltiples factores, como por ejemplo su exposición en casos de desgaste severo, la presencia de caries, etc. En casos extremos pueden llegar a producir la muerte del individuo por septicemia (Hillson, 2000). Actualmente se encuentran en discusión los criterios metodológicos que permiten discriminar entre abscesos, granulomas y quistes apicales, los cuales tienen diferentes implicancias en la salud de los individuos (Dias y Tayles, 1997; Dias et al., 2007). La enfermedad periodontal es un proceso inflamatorio lento y progresivo que produce la retracción alveolar y de los ligamentos, junto con la exposición de porciones de la raíz, y es consecuencia de la acumulación de placa bacteriana y de una higiene bucal deficiente (Ogden, 2008). Por último, la pérdida dental *antemortem* es el resultado final de un progreso degenerativo generalizado causado por factores como la enfermedad periodontal, la presencia de defectos periodontales y altos grados de desgaste, lo que produce la pérdida de la pieza en vida del individuo (Lukacs, 1989; Hillson, 2000).

La integración de todas estas variables en su conjunto es de utilidad para discutir aspectos ligados con el sistema complejo de causas y efectos de las lesiones dento-alveolares que llevan al deterioro de la salud bucal. Dicha información permite caracterizar patrones en los modos de subsistencia de las poblaciones humanas a través del tiempo y el espacio, y a la vez contribuye a conocer sus variaciones según el sexo y la edad de los individuos. Asimismo, el análisis conjunto de las variables mencionadas puede contribuir al conocimiento de las posibles actividades laborales en algunos casos específicos (Hillson, 2000; Minozzi et al., 2003; Turner y Anderson, 2003).

c. Enfermedades infecciosas y relaciones co-evolutivas

Las investigaciones acerca de la presencia de agentes infecciosos en restos arqueológicos ha sido quizá uno de los puntos de mayor atención en paleopatología. La emergencia y re-emergencia de nuevos agentes infecciosos en la actualidad, como la tuberculosis, ha obligado a estudiar en mayor detalle las rutas de dispersión y las relaciones co-evolutivas entre humanos y distintos patógenos en escalas evolutivas y temporales que exceden el período actual, por lo cual los estudios paleopatológicos resultan de gran valor (Roberts, 2012). Entre las enfermedades infecciosas, la tuberculosis (e.g., Roberts y Buikstra, 2003; Santos y Roberts, 2006; Holloway et al., 2011; Palfi et al., 2012; Santos, 2015); la lepra (Stone et al., 2009; Han y Silva, 2014), la peste negra (Knapp, 2011) y las treponematosis (Melo et al., 2010; Harper, 2011, Walker et al., 2015), ya sea a través de análisis

osteológicos, químicos o moleculares, han recibido especial atención, aportando información sobre su origen y evolución.

Desde las últimas décadas del siglo XX, el estudio de restos de micro-organismos asociados a esqueletos y coprolitos ha brindado información sobre posibles relaciones ecológicas y sobre la dispersión de las enfermedades zoonóticas, ya sea a partir de especies salvajes o domesticadas. La paleoparasitología ha sido particularmente llevada adelante por distintos investigadores de Latinoamérica, en especial en Brasil, Argentina, Chile y Perú, a través de la identificación de diversos tipos de parásitos asociados a distintos tipos de restos arqueológicos (Ferreira et al., 2011). Esto ha permitido aportar información útil para discutir los modelos propuestos de poblamiento de América, de acuerdo a las evidencias de las posibles rutas de ingreso de especies parasitarias (Montenegro et al., 2006; Araujo et al., 2008).

Finalmente, la formación de tejido óseo asociada a la reacción del periosteo ha sido comúnmente atribuida a procesos infecciosos, aun cuando otras causas traumáticas, vasculares o metabólicas suelen estar también involucradas en su aparición (Ortner, 2003). En los últimos años se han producido discusiones acerca de la sobre-simplificación en la interpretación de este tipo de lesiones, destacando la necesidad de incorporar información clínica que permita abordar una visión más compleja que va más allá de las infecciones inespecíficas. Asimismo, se han generado cambios en la terminología, abandonando el término *periostitis*, reemplazado por *reacciones periosticas* (Weston, 2012).

d. ENFERMEDADES DEGENERATIVAS ARTICULARES Y CAMBIOS ENTÉSICOS

Las enfermedades articulares y los cambios entésicos (definidos abajo) son los hallazgos más frecuentes en los restos esqueletales humanos (Ortner, 2003; Waldron, 2012). Las enfermedades degenerativas articulares proliferativas, agrupadas por el término osteoartrosis, son un grupo de más de 200 patologías clínicamente reconocidas, por lo que su identificación específica en restos antiguos es imposible (Waldron, 2012). La osteoartrosis es regularmente interpretada como un indicio de la actividad física de los individuos. Sin embargo, es abundante la información que la vincula a otros factores biológicos como la edad, la masa corporal, las variables genéticas, situaciones traumáticas e infecciones locales, por lo que deben ser tenidos en cuenta en las interpretaciones a partir del estudio de conjuntos esqueletales (Weiss y Jurmain, 2007; Waldron, 2009; Jurmain et al., 2012).

De manera similar, los cambios entésicos (es decir, las modificaciones óseas que se producen en los sitios de inserción muscular, que en el pasado eran denominadas *marcadores de estrés musculoesqueletal* o *entesopatías*) (Santos et al., 2011; Henderson et al., 2012; Cardoso y Henderson, 2013; Henderson et al., 2015) han sido comúnmente interpretados como indicadores del estilo de vida y de la actividad física, un supuesto simplista que suele llevar a realizar interpretaciones apresuradas (Jurmain et al., 2012). Los cambios entésicos no forman parte de un proceso patológico en sí mismo, sino que su variabilidad intrapoblacional está fuertemente ligada a la edad, el sexo, las variaciones genéticas y a las patologías presentes en los individuos (e.g., traumas agudos y algunas enfermedades metabólicas). Por lo tanto, cualquier investigación que tenga por objetivo estudiar la posible influencia de la actividad física debe considerar estos factores (Weiss et al., 2012; Henderson y Cardoso, 2013; Henderson et al., 2015).

e. TRAUMAS Y SIGNOS DE VIOLENCIA

El estudio de lesiones traumáticas, frecuentemente identificadas en restos humanos antiguos, provee una fuente importante de información sobre episodios de violencia y relaciones interpersonales, actividades diarias, sacrificios humanos, el tratamiento y cuidado de las lesiones y la interacción entre humanos y el ambiente (Judd, 2002; Lovell, 2008; Verano, 2008; Lessa, 2011; Verano y Chávez Balderas, 2014). Aunque incluyen una amplia variedad de lesiones (e.g., dislocación, *scalping* –el corte y retiro del cuero cabelludo-, desmembramiento, decapitación, trepanación –la perforación del cráneo con fines culturales o paleativos-, etc.), las fracturas han sido analizadas principalmente con el objetivo de evaluar diferentes tipos y grados de estrés mecánico y físico (Lovell, 1997; Judd y Redfern, 2012).

En los últimos años se han desarrollado complejas metodologías basadas en el conocimiento provisto por la medicina clínica y la biomecánica (Djuric et al., 2006; Mays, 2006). Este tipo de estudios también se nutre de la información generada por la antropología forense y la traumatología ante la necesidad de discriminar entre fracturas *antemortem*, *perimortem* y *postmortem* (Berryman y Jones Haun, 2006; Spencer, 2012). Dicha información cobra sustancial relevancia en las interpretaciones, ya que se pueden determinar diferentes momentos en el desarrollo de las lesiones e incluso la causa de muerte del individuo.

Uno de los temas más desarrollados es el estudio de traumas por violencia interpersonal (Park et al., 2010). Se han interpretado numerosos tipos de evidencias, tales como fracturas en los huesos

del antebrazo (e.g., tipo Parry), lesiones craneofaciales (e.g., depresiones, fracturas estrelladas, etc.), inclusiones de proyectiles en los huesos y fracturas de huesos largos y costillas (Figura 3) (Lovell, 1997; Berryman y Jones Haun, 2006; Brickley, 2006; Judd, 2008). Sin embargo, actualmente algunos de estos tipos de evidencias se encuentran en discusión (Jurmain et al., 2009), dada la multiplicidad de factores que pueden causar daños similares (e.g., eventos accidentales; Lessa, 2011). Los estudios se han centrado principalmente en contextos del mundo doméstico (violencia de género), intragrupales e intergrupales. Las alteraciones que se observan en el esqueleto permiten conocer el mecanismo de la lesión, las características del instrumento u objeto utilizado, la dirección de la trayectoria, las estrategias de ataque y la posible intencionalidad. Al igual que en el estudio de otros tipos de lesiones, para alcanzar este nivel de análisis es necesario comprender los factores ambientales, sociales, económicos, políticos y simbólicos-religiosos, permitiendo generar interpretaciones que contemple la complejidad cultural asociada a los procesos traumáticos (Verano y Chávez Balderas, 2014).



Figura 3. Fractura costal remodelada de un individuo adulto. Sitio Orejas de Burro, Santa Cruz, Argentina.

6. LA PALEOPATOLOGÍA EN LATINOAMÉRICA

Los primeros antecedentes de análisis paleopatológicos en Latinoamérica acompañaron el auge de los estudios en Europa y América del Norte. Análisis detallados de la historia de la paleopatología en México (Tiesler y Jaén, 2012), Perú y norte de Chile (Guillén, 2012), Brasil y Argentina (Mendonça de Souza y Guichón, 2012) fueron publicados recientemente como parte de una revisión histórica global de la disciplina (Buikstra y Roberts, 2012). Algunas de las investigaciones

iniciales se focalizaron en estudios de la antigüedad de la lepra (Zambaco-Pachá, 1914), al igual que análisis de trepanaciones, momificaciones y la sífilis en Perú (Tello, 1909, en Aufderheide y Rodríguez-Martín, 1998). En Argentina, descripciones de posibles casos de violencia interpersonal fueron presentados por Ambrosetti (1895) y Verneau (1903, en Mendonça de Souza y Guichón, 2012). En Brasil, los primeros antecedentes son aun anteriores, a través de las investigaciones de Lacerda Filho (1876, en Mendonça de Souza y Guichón, 2012) en especial sobre patologías orales. En México, el desarrollo de la Antropología Física comenzó durante el final del siglo XIX, aunque los avances paleopatológicos se iniciaron en la década de 1950 junto con los prolíficos aportes realizados por Eusebio Dávalos (Tiesler y Jaén, 2012). Además, investigadores de renombre, como Hrdlicka, estudiaron la salud de las poblaciones antiguas de Perú (e.g., Hrdlicka, 1914, en Aufderheide y Rodríguez-Martín, 1998; Guillén, 2012). Antecedentes similares se reprodujeron durante buena parte del siglo XX, aunque el desarrollo sistemático bajo conceptos modernos se inició recién a partir de la década de 1970.

En las últimas décadas las investigaciones paleopatológicas en América Latina han adoptado paulatinamente los avances producidos en América del Norte y Europa. El vertiginoso crecimiento alcanzado recientemente fue favorecido por el dictado de cursos por parte de especialistas de prestigio internacional, por el mayor acceso a bibliografía especializada y por la formalización de encuentros científicos, en especial las reuniones bienales de la *Paleopathology Association* en Sudamérica (Brasil 2005; Chile 2007, Argentina 2009, Perú 2011, Colombia 2013 y Argentina 2015; http://www.quequen.unicen.edu.ar/paminsa/) y las ediciones del Congreso Mundial de Momias desarrolladas en Colombia (2005) y en Brasil (2013), cuya novena edición se realizará en Perú en 2016.

Los países de la región comparten algunas problemáticas similares y difieren en otras. A pesar de los avances logrados, los desarrollos no han sido homogéneos, siendo más acentuados en algunos países como México, Colombia, Ecuador, Perú, Chile, Brasil y Argentina. En general, los estudios sobre aspectos paleopatológicos en Latinoamérica suelen enmarcarse en contextos teóricos bioarqueológicos, probablemente debido al dictado de cursos y a la participación activa de investigadores de los Estados Unidos en la región. Algunos de ellos han generado importantes desarrollos regionales, como Hrdlicka en México, John Verano en Perú, Marvin Allison en Perú y Chile y Douglas Ubelaker en Ecuador. También es quizá el resultado de la formación fundamentalmente en el campo de la Arqueología y de la Antropología de muchos investigadores latinoamericanos que

trabajan con restos humanos. En consecuencia, los trabajos vinculados con desarrollos estrictamente paleopatológicos son menos frecuentes.

Un punto en común y de debate continuo en gran parte de Latinoamérica se refiere a los aspectos éticos dentro de las investigaciones de restos humanos, con una fuerte participación de los pueblos originarios. El reconocimiento y aceptación de los recaudos éticos ha llevado en la actualidad a profundizar los diálogos entre los científicos y las comunidades indígenas (e.g., Aranda y Del Papa, 2009; Márquez Morfín y Ortega Muñoz, 2011; Endere y Ayala, 2012). Las distintas visiones culturales y religiosas por parte de los pueblos originarios y la mayor o menor rigidez de los miembros de la comunidad científica generan una amplia diversidad de situaciones, llegando en la actualidad a acuerdos satisfactorios en algunos casos, aunque en otros se impide completamente el estudio de restos humanos en ciertos contextos sociopolíticos particulares.

A pesar de las dificultades surgidas para el estudio de restos humanos en algunas regiones, las temáticas paleopatológicas desarrolladas en Latinoamérica son numerosas y diversas, no sólo a partir de restos esqueletizados, sino también sobre los estudios de momias. Los trabajos sobre restos momificados han despertado un especial interés, en especial en México, Perú, Brasil y el norte de Chile y Argentina (e.g., Allison et al., 1979; Etxeberria et al., 2000; Previgliano et al., 2003; Knudson et al., 2005; Arriaza et al., 2010; Meier et al., 2011; Watson et al., 2011; Sepúlveda et al., 2015), empleando en general distintos tipos de análisis moleculares y radiológicos. Sin embargo, los estudios en restos esqueletizados son más abundantes. Entre ellos, los que focalizan en patologías infecciosas recibieron especial atención en las últimas décadas. Por ejemplo, las investigaciones sobre el desarrollo de la tuberculosis en América, y en especial en América Latina, han sido el foco de importantes avances debido a los interrogantes acerca de su presencia en períodos pre-coloniales. Durante la década de 1970, fueron identificados por primera vez en Perú restos humanos prehispánicos con claros indicios de tuberculosis. Desde ese momento, fueron descriptos numerosos casos en diferentes regiones de América a través de métodos descriptivos osteológicos y/o moleculares (e.g., Allison et al., 1973; Salo et al., 1994; Arriaza et al., 1995; Arrieta et al., 2011; Jaeger et al., 2013). De igual manera, son abundantes los reportes de casos de treponematosis (e.g., Mansilla et al., 2000; Standen y Arriaza, 2000a; Santos et al., 2013; Klaus y Ortner, 2014).

Asociados también al estudio de patologías infecciosas, los estudios microscópicos y moleculares de restos parasitarios, con un gran desarrollo en Brasil y más recientemente en Chile, Perú y Argentina han reportado abundantes resultados de interés ecológico y zoonótico en distintas

poblaciones antiguas de Sudamérica, principalmente a partir de la década de 1980 (e.g., Ferreira et al., 1984), alcanzando un notable desarrollo durante los últimos años (e.g., Holiday et al., 2003; Gárate et al., 2005; Fugassa et al., 2006; Iñiguez et al., 2006, 2012; Araujo et al., 2008, 2009; Aranda et al., 2010; Arriaza et al., 2010, 2014; Arriaza y Standen, 2011; Ferreira et al., 2011; Beltrame et al., 2014; Sianto et al., 2014;).

Se han realizado además numerosos aportes paleopatológicos al estudio de conflictos sociales a partir de hallazgos de evidencias de violencia interpersonal. Extensos análisis de traumas en colecciones de México (e.g., Cucina y Tiesler, 2005; Anderson et al., 2012; Serafin et al., 2014), Perú (e.g., Murphy et al., 2010), Chile (e.g., Standen y Arriaza, 2000b; Lessa y Mendonça de Souza, 2004), Brasil (e.g., Lessa, 2011) y Argentina (e.g., Flensborg, 2011a; Gordón, 2013; Berón, 2014), ofrecen información detallada sobre este aspecto. Igualmente, los análisis de la salud oral son llevados a cabo con frecuencia en muchos contextos de Latinoamérica, con el objetivo de reconstruir algunos aspectos de la paleodieta, sus cambios a través del tiempo, así como la adopción de nuevas estrategias de cultivo (Bernal et al., 2007; Watson, 2007; Pezo-Lanfranco y Eggers, 2010; Flensborg, 2013; Luna y Aranda, 2014). Por último, los estudios de indicadores de estrés sistémico, empleados de manera conjunta como medio para el estudio de los niveles de salud de las poblaciones antiguas (e.g., Klaus y Tam, 2009; Gómez Otero y Novellino, 2011; Pezo-Lanfranco y Eggers, 2013; Suby, 2014a) y la exploración de patrones en el estilo de vida a partir del desarrollo de lesiones degenerativa articulares (e.g., Ponce, 2010; Rojas-Sepúlveda et al., 2011; Scabuzzo, 2012; Suby, 2014b) continúan siendo objeto de numerosas contribuciones en Latinoamérica.

7. CONCLUSIONES Y FUTURAS DIRECCIONES

Los conjuntos esqueletales, momias y restos parasitarios son, en muchos casos, objeto de rigurosas y detalladas investigaciones paleopatológicas en Latinoamérica, reflejo de la incorporación de técnicas, metodologías y conceptos teóricos relativamente recientes. Si bien no se dispone de trabajos bibliométricos para el subcontinente, las publicaciones internacionales de problemáticas paleopatológicas parecen haberse multiplicado durante los últimos años, mostrando un progreso alentador en la calidad y la visibilidad de las investigaciones. Sin embargo, el camino de la paleopatología en Latinoamérica debe aún afrontar algunos pasos decisivos para lograr un mayor nivel de excelencia.

A pesar del crecimiento de la disciplina en la región, en muchos casos resulta evidente la necesidad de mayores profundizaciones y detalle en las investigaciones, incluyendo de manera directa los desarrollos y problemáticas metodológicas que son hoy motivo de discusión a nivel internacional. Entre ellas, resulta de fundamental importancia reconocer la complejidad de la biología ósea, considerando de manera eficiente la gran cantidad de literatura clínica y experimental que fundamenta esa complejidad. Una de las principales falencias de los trabajos paleopatológicos es que simplifican el tratamiento y la interpretación de los datos, y por lo tanto suelen arribar a conclusiones apresuradas, desconociendo gran parte de la información biológica y clínica. Asimismo, más allá del valor de los estudios de indicadores no específicos de la salud como evaluaciones generales, éstos deben dar paso a investigaciones más detalladas de cada uno de ellos, haciendo lugar a conclusiones que consideren los conocimientos actuales y los integren a las interpretaciones bioarqueológicas.

Un aspecto importante para contribuir a esta problemática es establecer una interacción más intensa con la comunidad científica internacional, aumentando la visibilidad de las problemáticas regionales, integrándose a las discusiones actuales e incorporando los conocimientos más recientes. Aunque la participación de investigadores de la región es abundante en los encuentros regionales de los últimos años, se reduce considerablemente en los congresos realizados en América del Norte y Europa. Las limitaciones en los recursos económicos destinados a ciencia y tecnología en los países latinoamericanos es seguramente un motivo central que determina la menor representación de la comunidad científica en los ámbitos internacionales más reconocidos. Una evaluación reciente (van Noorden, 2014) muestra que la producción científica producida por autores sudamericanos no es frecuentemente citada en ámbitos internacionales, aunque aumenta cuando los artículos son realizados en co-autoría con investigadores de países centrales. De manera coincidente, los trabajos paleopatológicos realizados en algunos países de Latinoamérica, en especial los de menor nivel de recursos y formación profesional, y que reciben mayor difusión en escalas internacionales, son producidos comúnmente por equipos de trabajo liderados por investigadores europeos o de los Estados Unidos.

La paleopatología es considerada hoy un área interdisciplinaria en la cual numerosas líneas de investigación se complementan para otorgar una mayor solidez a los resultados. Mecanismos de interacción más fluidos entre colegas de disciplinas afines a la paleopatología resultan imprescindibles, agilizando el diálogo y el intercambio de conocimientos entre médicos, biólogos, arqueólogos y antropólogos, cuyas diferentes interpretaciones sobre los problemas posibilitan la construcción de

hipótesis más realistas acerca de los patrones de la salud en la antigüedad. Para ello, la conformación sistemática de equipos interdisciplinares con objetivos a largo plazo y de espacios amplios de debate, cuyos resultados han sido de utilidad en otras regiones, puede ser un camino adecuado para superar algunas de las limitaciones mencionadas. Estos desarrollos, sin embargo, no son simples, en especial en regiones amplias como Latinoamérica, donde las problemáticas pueden diferir considerablemente y en general los presupuestos destinados para el desarrollo de las actividades científicas son escasos.

La mayoría de los estudios paleopatológicos de referencia a nivel mundial se basan en muestras esqueletales identificadas de América del Norte y de Europa, por lo que es poco lo que se conoce acerca de en qué medida las metodologías obtenidas en dichas investigaciones son apropiadas para ser aplicadas en las colecciones de restos humanos latinoamericanas. Algunas de ellas han sido la punta de lanza en las investigaciones en antropología biológica y paleopatología fuera de Latinoamérica. En busca de posibles soluciones, debe considerarse la posibilidad de la construcción de colecciones identificadas de esqueletos, sobre los cuales poner a prueba los métodos conocidos y construir otros nuevos. En Argentina, por ejemplo, están siendo conformadas al menos dos nuevas colecciones comparativas, a partir de restos identificados de La Plata (Salceda et al., 2012), Buenos Aires (Bosio et al., 2012).

Finalmente, debe plantearse como una necesidad de primera importancia establecer criterios consensuados de nomenclatura, relevamiento, categorización e interpretación de las diferentes variables analizadas, de manera de permitir comparaciones intermuestrales confiables que hagan posible identificar tendencias acerca de los cambios que se produjeron respecto de los procesos de salud/enfermedad de las sociedades del pasado. Algunos consensos han sido logrados en otras regiones (e.g., Santos et al., 2011), los cuales deben ser evaluados para considerar su aplicación en muestras locales. Con este objetivo, en Argentina recientemente se han comenzado a desarrollar encuentros periódicos orientados a aunar criterios metodológicos para el estudio de restos humanos (Luna et al., 2014).

Muchos de estos cuestionamientos no son exclusivos de las investigaciones en Latinoamérica, sino que por el contrario son aspectos generales en los cuales la disciplina debe evolucionar, y en cuyas discusiones los especialistas de los países de la región deben participar. La paleopatología en Latinoamérica está incorporando rápidamente los conocimientos producidos en otras regiones, adaptándolos a sus problemas particulares y generando los propios, con un potencial impacto a escala internacional, lo que permitirá paulatinamente avanzar en la comprensión de las

sociedades que habitaron el continente en la antigüedad y la evolución de la salud de sus pueblos hasta la actualidad.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los editores, por su invitación a contribuir en este volumen, y a dos evaluadores anónimos por sus valiosos comentarios. Agradecemos a Adolfo Gil, Laura Salgán y Hugo Tucker por cedernos gentilmente la fotografía de la Figura 1, a Norma Ratto por la fotografía de la Figura 2 y Luis Borrero por la fotografía de la Figura 3.

BIBLIOGRAFÍA CITADA.

Agarwal S, Glencross BA, editores. 2011. Social Bioarchaeology. Wiley-Blackwell, Wes Sussex.

Agarwal S, Stout S, editores. 2003. Bone loss and osteoporosis: an anthropological perspective. Nueva York: Kluwer Academic.

Allison MJ, Mendoza D, Pezzia A. 1973. Documentation of a case of tuberculosis in Pre-Columbian America. Am Rev Respiratory Disease 107:985-991.

Allison MJ, Gertzten E, Shadomy JH, Munizaga J, González M. 1979. Paracoccidioiomycosis in a northern Chilean mummy. Bull N Y Acad Med 55:670-683.

Ambrosetti JB. 1895. Un flechazo prehistórico. Contribución al estudio de la paleoetnología argentina. Bol Inst Geog Argentino XVI: 555-559.

Anastasiou E, Mitchell PD. 2013. Evolutionary anthropology and genes: Investigating the genetics of human evolution from excavated skeletal remains. Historical Medical Genetics: Skeletal Disorders 528(1):27-32.

Anderson CP, Martin DL. Thompson JL. 2012. Indigenous violence in Northern Mexico on the eve of contact. Int J Paleopathol 2(2-3):93-101.

Aranda C, Del Papa M. 2009. Avances en las prácticas de conservación y manejo de restos humanos en Argentina. Rev Arg Antropol Biol 11(1):89-94.

Aranda C, Araújo P, Silva P, Fugassa M, Araújo A. 2010. Primeros resultados paleoparasitológicos de una muestra de entierros del Sitio Chenque I (Parque Nacional Lihué Calel, provincia de La Pampa). En: Berón M, Luna L, Bonomo M, Montalvo C, Aranda C, Carrera Aizpitarte M, editores. Mamül Mapu: pasado y presente desde la arqueología pampeana. Ayacucho, Editorial Libros del Espinillo. p 113-122.

Araujo A, Reinhard K, Ferreira LF. 2008. Parasite findings in archeological remains: diagnosis and interpretation. Quat Int 180:17-21.

Araujo A, Jansen AM, Reinhard K, Ferreira LF. 2009. Paleoparasitology of chagas disease: a review. Mem Inst Oswaldo Cruz 104(1):9-16.

Armelagos GJ, Sirak K, Werkema T, Turner BL. 2014. Analysis of nutritional disease in prehistory: The search for scurvy in antiquity and today. International Journal of Paleopathology 5: 9-17.

Arnold C. 2007. Molecular evolution of Mycobacterium tuberculosis. Clin Microbiol Infect 13:120-28.

Arriaza B, Standen V. 2011. Estudio de la pediculosis capitis en las poblaciones tempranas del norte de Chile. Libro de resúmenes de la IV Reunión de la Asociación de Paleopatología en Sudamérica, 2 al 5 de Noviembre, Lima, Perú. p. 55

Arriaza BT, Salo WL, Aufderheide AC, Holcomb TA. 1995. Pre-Columbian tuberculosis in Northern Chile: molecular and skeletal evidence. Am J Phys Anthropol 98:37-45.

Arriaza B, Amarasiriwardena D, Cornejo L, Standen V, Byrne S, Bartkus L, Bandak, B. 2010. Exploring chronic arsenic poisoning in pre-Columbian Chilean mummies. J Archaeol Sci 37:1274-1278.

Arriaza B, Olivares Martínez F, Standen V. 2014. Peines para el Control de la Pediculosis en la Prehistoria de Arica, Chile. En: Luna L, Aranda C. y Suby J, editores, Avances Recientes de la Bioarqueología Latinoamericana. Grupo de Investigación en Bioarqueología, Buenos Aires. pp: 257-265.

Arrieta MA, Bordach MA, Mendonça OJ. 2011. Tuberculosis precolombina en el noroeste argentino (NOA). El cementerio de Rincón Chico 21 (RCH 21). Santa María, Catamarca. Intersecciones en Antropología 12:155-166.

Assis S. 2013. Beyond the visible world. Bridging macroscopic and paleohistopathological techniques in the study of periosteal new bone formation in human skeletal remains. Tesis Doctoral. Coimbra, Portugal: Facultad de Ciencias de la Vida, Universidad de Coimbra.

Aufderheide A, Rodríguez-Martín C. 1998. The Cambridge encyclopedia of human paleopathology. Cambridge: Cambridge University Press.

Beltrame MO, Vieira de Souza M, Araújo A, Sardella NH. 2014. Review of the rodent paleoparasitological knowledge from South America. Quatern Int 352: 68-74.

Bernal V, Novellino P, González P, Perez SI. 2007. Role of wild plant foods among Late Holocene hunter-gatherers from Central and North Patagonia (South America): an approach from dental evidence. Am J Phys Anthropol 133:1047-1059.

Berón, M. 2014. Patrones de violencia en sociedades preestatales: tipificación de eventos a partir de diferentes casos entre cazadores-recolectores de la Pampa Occidental Argentina. Una propuesta. En: López Mazz J, Berón M, editores. Indicadores arqueológicos de violencia, guerra y conflicto. Montevideo, Uruguay: Universidad de la República. pp. 81-115.

Berryman HE, Jones Haun SJ. 1996. Applying forensic techniques to interpret cranial fracture patterns in an archaeological specimen. Int J Osteoarchaeol 6:2-9.

Black S, Ferguson E. 2011. Forensic anthropology 2000 to 2010. Boca Raton: CRC Press.

Blom DE, Buikstra JE, Keng L, Tomczak, PD, Shoreman E, Stevens-Tuttle D. 2005. Anemia and childhood mortality: latitudinal patterning along the coast of Pre-Columbian Peru. Am J Phys Anthropol 127:152-169.

Bocquet-Appel J. 2002. Paleoanthropological traces of a Neolithic demographic transition. Curr Anthropol 43(4):637-650.

Bocquet-Appel J, Dubouloz J. 2004. Expected palaeoanthropological and archaeological signal from a Neolithic demographic transition on a worldwide scale. Documenta Praehistorica XXXI: 25-33.

Bocquet-Appel J, Masset C. 1982. Farewell to paleodemography. J Hum Evol 11:321-333.

Boldsen J. 2007. Early childhood stress and adult age mortality. A study of dental enamel hypoplasia in the Medieval Danish village of Tirup. Am J Phys Anthropol 132:59-66.

Borowska-Strugińska B, Druszczyńska M, Lorkiewicz W, Szewczyk R, Żądzińska E. 2014. Mycolic acids as markers of osseous tuberculosis in the Neolithic skeleton from Kujawy region (central Poland). Anthropol Rev 77 (2):137-149.

Bosio L, García Guraieb S, Luna L, Aranda C. 2012. Chacarita Project: conformation and analysis of a modern and documented human osteological sample from Buenos Aires City. Theoretical, methodological and ethical aspects. HOMO. J Comp Hum Biol 63:481-492.

Bouwman AS, Kennedy SL, Müller R, Stephens RH, Holst M, Caffell AC, Roberts CA, Brown TA. 2012. Genotype of a historic strain of Mycobacterium tuberculosis. PNAS 109(45):18511-18516.

Boyadjian C, Eggers S., Reinhard K. 2007. Dental wash: a problematic method for extracting microfossils from teeth. J Archaeol Sci 34:1622-1628.

Boyd D. 1996. Skeletal correlates of human behavior in the Americas. J Archaeol Method and Theory 3(3):189-251.

Brickley M. 2006. Rib fractures in the archaeological record: a useful source of sociocultural information? Int J Osteoarchaeol 16:61-75.

Brickley M, Ives R. 2008. The bioarchaeology of metabolic bone disease. Amsterdam: Elsevier.

Buikstra JE. 1977. Biocultural dimensions of archeological study: a regional perspective. En: Blakely R, editor. Biocultural adaptation in prehistoric America. Proceedings of the Southern Anthropological Society No. 11. Athens, GA: University of Georgia Press. p 67-84.

Buikstra JE. 2010. Paleopathology: a contemporary perspective. En: Larsen CS, editor. A companion to biological anthropology. Oxford: Blackwell. p 395-411.

Buikstra JE, Cook DC. 1980. Paleopathology: an American account. Ann Rev Anthropol 9:433-470.

Buikstra JE, Frankenberg S, Konigsberg L. 1990. Skeletal biology distance studies in American physical anthropology: recent trends. Am J Phys Anthropol 82:1-7.

Buikstra JE, Roberts C. 2012. The global history of paleopathology: pioneers and prospects. Oxford: Oxford University Press.

Bush E, Zvelevil M. 1991. Pathology and health in past societies: an introduction. En: Bush E, Zvelebil M, editores. Health in past societies: biocultural interpretations of human skeletal remains in archaeological context. BAR International Series 567. Oxford: Archaeopress. p 3-9.

Cardoso HFV. 2006. The collection of identified human skeletons housed at the Bocage Museum (National Museum of Natural History), Lisbon, Portugal. Am J Phys Anthropol 129:173-176.

Cardoso FA, Henderson C. 2013. The Categorisation of Occupation in Identified Skeletal Collections: A Source of Bias? Int J Osteoarchaeol 23: 186–196.

Chhem R, Brothwell D. 2008. Paleoradiology: imaging mummies and fossils. Berlin: Springer-Verlag.

Cohen M. 1984. La crisis alimentaria de la prehistoria. Madrid: Alianza Editorial.

Cohen M. 1994. The osteological paradox reconsidered. Curr Anthropol 35:629-637.

Cohen M. 1997. Does paleopathology measure community health? A rebuttal to “the osteological paradox” and its implications for world history. En: Paine R, editor. Integrating archaeological demography. Multidisciplinary approaches to prehistoric population. Illinois: Southern Illinois University. p 242-259.

Cohen M, Armelagos G, editores. 1984. Paleopathology at the origins of agriculture. Nueva York: Academic Press Inc.

Cook D, Powell M. 2006. The evolution of American paleopathology. En: Buikstra JE, Beck L, editores. Bioarchaeology: the contextual analysis of human remains. Amsterdam: Academic Press. p 281-323.

Cox M. 1996. Life and death in Spitalfields 1700 to 1850. York: CBA.

Cucina A, Tiesler V. 2005. Past, present and future itineraries in Maya bioarchaeology. J Anthropol Sci 83:29-42.

Cunha E. 1995. Testing identification records: evidence from Coimbra identified skeletal collection (nineteenth and twentieths centuries). En: Herring A, Saunders S, editores. Grave reflections: portraying the past through skeletal studies. Toronto: Canadian Scholar’s Press. p 179-198.

Curate F. 2014. Osteoporosis and paleopathology: a review. J Anthropol Sci 92, 119-146.

Dayal MR, Kegley ADT, Strkalj G, Bidmos MA, Kuykendall KL. 2009. The history and composition of the Raymond A. Dart Collection of human skeletons at the University of the Witwatersrand, Johannesburg, South Africa. Am J Phys Anthropol 140:324-335.

Deter C. 2009. Gradients of occlusal wear in hunter-gatherers and agriculturalists. Am J Phys Anthropol 138:247-254.

Dewitte SN, Stojanowski CM. 2015. The Osteological Paradox 20 Years Later: Past Perspectives, Future Directions. J Archaeol Res, DOI 10.1007/s10814-015-9084-1.

Dias GJ, Prasad K, Santos AL. 2007. Pathogenesis of apical periodontal cysts: guidelines for diagnosis in paleopathology. Int J Osteoarchaeol 17:619-626.

Dias GJ, Tayles N. 1997. \`Abscess cavity´ - A misnomer. Int J Osteoarchaeol 7:548-554.

Djuric MP, Roberts CA, Rakočevic ZB, Djonic DD, Lešic AR. 2006. Fractures in Late Medieval skeletal populations from Serbia. Am J Phys Anthropol 130:167-178.

Duray S. 1996. Dental indicators of stress and reduced age at death in prehistoric Native Americans. Am J Phys Anthropol 99:275-286.

El-Najjar MY, Ryan DJ, Turner CG, Lozoff B. 1976. The etiology of porotic hyperostosis among the prehistoric and historic Anasazi Indians of Southwest United Status. Am J Phys Anthropol 44:477-488.

Eerkens JW, de Voogt A, Dupras T.L., Rose SC, Bartelink EJ, Francigny V. 2014. Intra- nad inter-individual variation in δ13C and δ15N in human dental calculus and comparison to bone collagen and apatite isotopes. J Archaeol Sci 52: 64-71.

Endere ML, Ayala P. 2012. Normativa legal, recaudos éticos y práctica arqueológica. Un estudio comparativo de Argentina y Chile. Chungara, Revista de Antropología Chilena 44(1):39-57.

Etxeberria F, Romero WM, Herrasti L. 2000. Cifosis angular de la columna vertebral: identificación del mal de Pott en una momia guanche prehispánica de Colombia. Chungara, Revista de Antropología Chilena 32(1):41-48.

Ferreira LF, Araujo A, Confalonieri U, Nuñez L. 1984. The finding of eggs of Diphyllobothrium in human coprolites (4,100-1,950) from Northern Chile. Mem Inst Oswaldo Cruz 79(2):175-180.

Ferreira LF, Reinhard KJ, Araújo A, editores. 2011. Fundamentos da paleoparasitologia. Río de Janeiro: Fiocruz.

Flensborg G. 2011a. Lesiones traumáticas en cráneos del sitio Paso Alsina 1. Explorando indicadores de violencia interpersonal en la transición pampeano-patagónico oriental (Argentina). Intersecciones en Antropología 12:155-166.

Flensborg, G. 2013. Paleopatologías bucales y tendencias paleodietarias en grupos cazadores-recolectores de la transición pampeano-patagónica oriental, durante el Holoceno tardío. Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología XXXVIII (1): 199-222.

Fugassa M, Araujo A, Guichón R. 2006. Quantitative paleoparasitology applied to archaeological sediments. Mem Inst Oswaldo Cruz 101(II):29-33.

Gárate I, Suyo B, Delgado M, Solís H, Castellanos P. 2005 Hallazgo de nematode y huevos de Ascaris sp. en coprolitos de la momia "Shamana Alada", Cerrilos, Ica, Perú. Bol Chil Parasitol 60(2):325.

Gausterer C, Stein C, Teschler-Nicola M. 2014. First genetic evidence of leprosy in early medieval Austria. Wiener Medizinische Wochenschrift 10.1007/s10354-014-0287-8.

Gernaey AM, Minnikin D E, Copley MS, Dixon RA, Middleton JC, Roberts CA. 2001. Mycolic acids and ancient DNA confirm an osteological diagnosis of tuberculosis. Tuberculosis 81(4):259-265.

Gómez Otero J, Novellino P. 2011. Diet, nutritional status and oral health in hunter-gatherers from the Central-Northern coast of Patagonia and Chubut River lower valley, Argentina. Int J Osteoarchaeol 21:643-659.

Goodman A. 1991. Health, adaptation and maladaptation in past societies. En: Bush E, Zvelebil M, editores. Health in past societies: biocultural interpretations of human skeletal remains in archaeological context. BAR International Series 567. Oxford: Archaeopress. p 31-38.

Goodman A. 1993. On the interpretation of health from skeletal remains. Curr Anthropol 34(3):281-288.

Goodman A, Armelagos G. 1988. Childhood stress and decreased longevity in a prehistoric population. Am Anthropol 90:936-944.

Goodman A, Brooke Thomas R, Swedlung A, Armelagos G. 1988. Biocultural perspectives on stress of prehistoric, historical and contemporary population research. Yearbk Phys Anthropol 31:169-202.

Goodman A, Rose J. 1990. Assessment of systemic physiological perturbations from dental enamel hypoplasias and associated histological structures. Yearbk Phys Anthropol 33:59-110.

Gordón F. 2013. Bioarchaeological patterns of violence in north Patagonia (Argentina) during the late Holocene. Implications for the study of population dynamics. Int J Osteoarchaeol DOI: 10.1002/oa.2325.

Grauer AL. 2012. A companion to paleopathology. West Sussex: John Wiley & Sons, Ltd.

Greene TR, Kuba CL, Irish JD. 2005. Quantifying calculus: a suggested new approach for recording an important indicator of diet and dental health. HOMO. J Comp Hum Biol 56:119-132.

Grippo JO, Simring M, Schreiner S. 2004. Attrition, abrasion, corrosion and abfraction revisited: a new perspective on tooth surface lesions. J Am Dent Assoc 135:1109-1118.

Guillén S. 2012. A history of paleopathology in Perú and Northern Chile: from head hunting to head counting. En: Buikstra J, Roberts C, editores. The global history of paleopathology. Pioneers and prospects. Oxford: Oxford University Press. p 312-228.

Han XY, Silva FJ. 2014. On the age of leprosy. PLoS Negl Trop Dis 8(2): e2544.

Harper K, Zuckerman M, Harper M, Kingston J, Armelagos G. 2011. The origin and antiquity of syphilis revisited: an appraisal of Old World Pre-Columbian evidence for treponemal infection. Yearbk Phys Anthropol 54:99-133.

Henderson CY, Cardoso FA. 2013. Special issue: entheseal changes and occupation: technical and theoretical advances and their applications. Int J Osteoarchaeol 23:127-134.

Henderson CY., Mariotti V., Pany-Kucera D., Villotte S., Wilczak, C. 2012. Recording specific entheseal changes of fibrocartilaginous entheses: initial tests using the Coimbra method. Int J Osteoarchaeol DOI: 10.1002/oa.2287.

Henderson CY, Mariotti V, Pany-Kucera D, Villotte S, Wilczak C. 2015. The new “Coimbra method”: a biologically appropriate method for recording specific features of fibrocartilaginous entheseal changes. Int J Osteoarchaeol DOI: 10.1002/oa.2477.

Hershkovitz I, Rothschild B, Dutour O, Léonetti G, Greenwald C, Rothschild C, Jellema L. 1997. Recognition of sickle cell anemia in skeletal remains of children. Am J Phys Anthropol 104:213-226.

Hershkovitz I., Donoghue HD, Minnikin DE, Besra GS, Lee OYC, Gernaey AM, Galili E, Eshed V, Greenblatt CL, Lemma E, Bar-Gal GK, Spigelman M. 2008. Detection and molecular characterization of 9000-year-old Mycobacterium tuberculosis from a Neolithic settlement in the Eastern Mediterranean. PLoS ONE 3(10):e3426. Doi:10.1371/journal.pone.0003426.

Hillson S. 1996. Dental anthropology. Cambridge: Cambridge University Press.

Hillson S. 2000. Dental pathology. En: Katzenberg M, Saunders S, editores. Biological anthropology of the human skeleton. Nueva York: Wiley-Liss. p 249-286.

Hillson S. 2001. Recording dental caries in archaeological human remains. Int J Osteoarchaeol 11:249-289.

Holliday DM, Guillen S, Richardson DJ. 2003. Diphyllobothriasis of the Chiribaya culture (700-1476 AD) of Southern Peru. Compar Parasitol 70(2):167-171.

Holloway KL, Henneberga RJ, de Barros Lopesb M, Henneberga M. 2011. Evolution of human tuberculosis: a systematic review and meta-analysis of paleopathological evidence. HOMO. J Comp Hum Biol 62:402-458.

Hooton E. 1930. The indians of Pecos Pueblo. A study of their skeletal remains. New Haven: Yale University Press.

Hunt DR, Albanese J. 2005. History and demographic composition of the Robert J. Terry Anatomical Collection. Am J Phys Anthropol 127:406-417.

Huss-Ashmore R, Goodman A, Armelagos G. 1982. Nutritional inference from paleopathology. En: Schiffer M, editor. Advances in archaeological method and theory 5. Nueva York: Academic Press. p 395-474.

Hutchinson DL, Norr L. 2006. Nutrition and health at contact in Late Prehistoric Central Gulf Coast Florida. Am J Phys Anthropol 129:375-386.

Iñiguez AM, Leles D, Jaeger LH, Carvalho-Costa FA, Araújo A. 2012. Genetic characterization and molecular epidemiology of Ascaris spp. from humans and pigs in Brazil. Trans R Soc Trop Med Hyg 106(10):604-12.

Iñiguez AM, Reinhard KJ, Gonçalves MLC, Ferreira LF, Araújo A, Vicente AC. 2006. SL1 RNA gene recovery from *Enterobius vermicularis* ancient DNA in pre-Columbian human coprolites. Intern J Parasitol 36:1419-1425.

Isçan M, Miller-Shaivitz P. 1986. Sexual dimorphism in the femur and tibia. En: Reichs L, editor. Forensic osteology: advances in the identification of human remains. Springfield: Charles C. Thomas. p 101-111.

Jaeger LH, de Souza SMFM, Dias OF, Iñiguez AM. 2013. Mycobacterium tuberculosis complex in remains of 18th–19th Century Slaves, Brazil. Emerg Infect Dis 19(5):837-839.

Judd MA. 2002. Comparison of long bone trauma recording methods. J Archaeol Sci 29:1255-1265.

Judd MA. 2008. The problem Parry. J Archaeol Sci 35:1658-1666.

Judd MA, Redfern R. 2012. Trauma. En: Grauer A, editor. A companion to paleopathology. West Sussex: John Wiley & Sons, Ltd. p 359-379.

Jurmain R, Bartelink EJ, Leventhal A, Bellifemine V, Nechayev I, Atwood M, DiGiuseppe D. 2009. Paleoepidemiological patterns of interpersonal aggression in a prehistoric Central California population from CA-ALA-329. Am J Phys Anthropol 139:462-473.

Jurmain R, Alves Cardoso F, Henderson C, Villotte S. 2012. Bioarchaeology's Holy Grail: the reconstruction of activity. En: Grauer A, editor. A companion to paleopathology. West Sussex: John Wiley & Sons, Ltd. p 531-552.

King T, Humphrey L, Hillson S. 2005. Linear hypoplasias as indicators of systemic physiological stress: evidence from two known age-at-death and sex populations from postmedieval London. Am J Phys Anthropol 128:547-559.

Klaus HD, Ortner DJ. 2014. Treponemal infection in Peru's Early Colonial period: A case of complex lesion patterning and unusual funerary treatment. Int J Paleopathol 4:25-36.

Klaus H, Tam ME. 2009. Contact in the Andes: bioarchaeology of systemic stress in colonial Mórrope, Peru. Am J Phys Anthropol 138(3):356-368.

Knapp M. 2011. The next generation of genetic investigations into the Black Death. PNAS 108(38):15669-15670

Knudson KJ, Tung T, Nystrom KC, Price TD, Fullagar PD. 2005. The origin of the Juch'uypampa cave mummies: Strontium isotope analysis of archaeological human remains from Bolivia. J Archaeol Sci 32:903-913.

Knüsel C, Smith MJ, editores. 2014. The Routledge Handbook of the Bioarchaeology of Human Conflict. Routledge, New York.

Komar DA, Grivas C. 2008. Manufactured populations: what do contemporary reference skeletal collections represent? A comparative study using the Maxwell Museum Documented Collection. Am J Phys Anthropol 137:224-233.

Lallo JW, Armelagos GJ, Mensforth RP. 1977. The role of diet, disease and physiology in the origin of porotic hyperostosis. Hum Biol 49:471-483.

Larsen CS. 1987. Bioarchaeological interpretations of subsistence economy and behavior from human skeletal remains. En: Schiffer M, editor. Advances in archaeological method and theory 10. Nueva York: Academic Press. p 339-445.

Lessa A. 2011. Daily risks: a biocultural approach to acute trauma in Pre-colonial coastal populations from Brazil. Int J Osteoarchaeol 21:159-172.

Lessa A, Mendonça de Souza SM. 2004. Paleoepidemiologia dos traumatismos cotidianos em Solcor-3, San Pedro de Atacama, Chile: riscos diferenciados no período Tiwanaku? Antropologia Portuguesa 20/21:183-207.

Lieverse AR. 1999. Diet and the aetiology of dental calculus. Int J Osteoarchaeol 9:219-232.

Lovell NH. 1997. Trauma analysis in paleopathology. Yearbk Phys Anthropol 40:139-170.

Lovell NH. 2008. Analysis and interpretation of skeletal trauma. En: Katzenberg MA, Saunders SR, editores. Biological anthropology of the human skeleton. Nueva Yersey: John Willey & Sons, Inc. p 341-386.

Lukacs JR. 1989. Dental paleopathology: methods for reconstructing dietary patterns. En: Isçan M, Kennedy K, editores. Reconstruction of life from the skeleton. Nueva York: Alan R. Liss, Inc. p 261-286.

Luna L, Aranda C. 2014. Trends in oral pathology of hunter-gatherers from Western Pampas, Argentina. Anthropol Sci (the Anthropological Science of Nippon) 122(2):55-67.

Luna L, Aranda C, Suby J. 2014. Hacia la generación de un protocolo consensuado de relevamiento en bioarqueología. Resultados, avances y discusiones del Primer Taller Nacional de Bioarqueología y Paleopatología. Intersecciones en Antropología. En prensa.

Mansilla J, Rothschild BM, Pijoan C, Rothschild C. 2000. Transitions among treponematoses in ancient Mexico. Chungara, Revista de Antropología Chilena 32(2):167-174.

Mark L, Patonai Z, Vaczy A, Lorand T, Marcsik YA. 2010. High-throughput mass spectrometric analysis of 1400-year-old mycolic acids as biomarkers for ancient tuberculosis infection. J Arch Sci 37(2)302-305.

Márquez Morfín L, Ortega Muñoz A, editores. 2011. Colecciones esqueléticas humanas en México. Excavación, catalogación y aspectos normativos. Ciudad de México: INAH.

Martin D, Harrod R, Pérez V. 2013. Bioarchaeology. An integrated approach to working with human remains. Springer, New York.

Masson M, Molnár E, Donoghue HD, Besra GS, Minnikin DE, Wu HHT, Lee OYC, Bull ID y Pálfi G. 2013. Osteological and biomolecular evidence of a 7000-year-old case of hypertrophic pulmonary osteopathy secondary to tuberculosis from Neolithic. Plos One. DOI: 10.1371/journal.pone.0078252.

Mays S. 1997. A perspective on human osteoarchaeology in Britain. Int J Osteoarchaeol 7:600-604.

Mays S. 2006. The osteology of monasticism in Mediaeval England. En: Gowland R, Knüsel C, editores. Social archaeology of funerary remains. Oxford: Oxbow Books. p 179-189.

Mays S. 2012. The relationship between paleopathology and the clinical sciences. En: Grauer A, editor. A companion to paleopathology. West Sussex: John Wiley & Sons. p 285-309.

Meier DK, Mendonça de Souza S, Tessarolo B, Malerba Sene GA, Ribeiro da Silva LP. 2011. Acauã: CT scanning a mummified body from Gentio II cave, Minas Gerais, Brazil. Yearbk Mummy Studies 1:99-107.

Melo FL, Moreira de Mello JC, Fraga AM, Nunes K, Eggars S. 2010. Syphilis at the crossroad of phylogenetics and paleopathology. PLoS Negl Trop Dis 4(1):575.

Mendonça de Souza S, Guichón RA. 2012. Paleopathology in Argentina and Brazil. En: Buikstra J, Roberts C, editores. The global history of paleopathology. Pioneers and prospects. Oxford: Oxford University Press. p 327-339.

Mensforth R, Lovejoy O, Lallo J, Armelagos G. 1978. The role of constitutional factors, diets and infectious disease in the etiology of porotic hyperostosis and periostal reactions in prehistoric infants and children. Med Anthropol 2:1-59.

Miller E, Ragsdale B, Ortner O. 1996. Accuracy in dry bone diagnosis: a comment on paleopathological methods. Int J Osteoarchaeol 6:221-229.

Milner GR, Boldsen JL. 2012. Estimating age and sex from the skeleton, a paleopathological perspective. En: Grauer A, editor. A companion to paleopathology. West Sussex: John Wiley & Sons, Ltd. p 268-284.

Minozzi S, Manzi G, Ricci F, di Lernia S, Borgognini Tarli S. 2003. Nonalimentary tooth use in prehistory: an example from Early Holocene in Central Sahara (Uan Muhuggiag, Tadrart Acacus, Libya). Am J Phys Anthropol 120:225-232.

Montenegro A, Araujo A, Eby M, Ferreira LF, Hetherington R, Weaver AJ. 2006. Parasites, paleoclimate, and the peopling of the Americas using the hookworm to time the Clovis migration. Curr Anthropol 47(1):193-200.

Mosha HJ. 1983. Dental mutilation and associated abnormalities in Tanzania. Odontostomatol Trop 6(4):215-219.

Murphy MS, Gaither C, Goycochea E, Verano JW, Cock J. 2010. Violence and weapon-related trauma at Puruchuco-Huaquerones, Peru. Am J Phys Anthropol 142:636-649.

Ogden AR. 2008. Advances in the paleopathology of teeth and jaws. En: Pinhasi R, Mays, S, editores. Advances on human paleopathology. West Sussex: John Wiley & Sons. p 283-308.

Ortner D. 2003. Identification of pathological conditions in human skeletal remains. Florida: Academic Press.

Ortner D. 2012. Differential diagnosis and issues in disease classification. En: Grauer A, editor. A companion to paleopathology. West Sussex: John Wiley & Sons. p 250-267.

Palfi G, Bereczki Z., Ortner DJ, Dutour O. 2012. Juvenile cases of skeletal tuberculosis from the Terry Anatomical Collection (Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA). Acta Biologica Szegediensis 56(1):1-12.

Park VM, Roberts CA, Jakob T. 2010. Palaeopathology in Britain: a critical analysis of publications with the aim of exploring recent trends (1997-2006). Int J Osteoarchaeol 20:497-507.

Pezo-Lanfranco LP, Eggers L. 2010. The usefulness of caries frequency, depth, and location in determining cariogenicity and past subsistence: a test on early and later agriculturalist from the Peruvian coast. Am J Phys Anthropol 143:75-91.

Pezo-Lanfranco L, Eggers S. 2013. Modo de vida y expectativas de salud en poblaciones del Periodo Formativo de la costa norte del Perú: evidencias bioantropológicas del sitio Puemape. Latin Am Antiq 24(2):191-216.

Pfeiffer S. 2000. Paleohistology: health and disease. En: Katzenberg MA, Saunders SR (eds.), Biological Anthropology of the Human Skeleton, New York, Wiley-Liss, pp. 287-302.

Pindborg JJ. 1969. Dental mutilation and associated abnormalities in Uganda. Am J Phys Anthropol 31(3):383-389.

Pinhasi R, Stock JT. 2011. Human Bioarchaeology of the Transition to Agriculture. Wiley-Blackwell, West Sussex.

Piperno DR 2006. Phytolith. A comprehensive guide for archaeologist and paleoecologist. Nueva York: Altamira Press.

Ponce P. 2010. A comparative study of activity-related skeletal changes in 3rd-2nd millennium BC coastal fishers and 1st millenium AD inland agriculturists in Chile, South America. Tesis doctoral no publicada. Reino Unido: Universidad de Durham.

Previgliano CH, Ceruti C, Reinhard J, Araoz FA, Diez JG. 2003. Radiologic evaluation of the Llullaillaco mummies. Am J Roentgenology 181:1473-1479.

Reichart P, Creutz U, Scheifele C. 2008. Dental mutilations and associated alveolar bone pathology in African skulls of the anthropological skull collection, Charité, Berlin. J Oral Pathol Med 37(1):50-55.

Reis-Filho JS. 2009. Next-generation sequencing. Breast Cancer Research 11(Suppl 3):S12-1-7. Doi:10.1186/bcr2431.

Roberts CA. 2009. Human remains in archaeology: a handbook. York: Council for British Archaeology.

Roberts CA, Buikstra JE. 2003. The bioarchaeology of tuberculosis: a global perspective on a reemerging disease. Gainesville: University Press of Florida.

Rojas-Sepúlveda CM, Rivera-Sandoval J, Martín-Rincón G. 2011. Paleoepidemiology of pre-Columbian and Colonial Panamá Viejo: a preliminary study. Bull Mem Soc Anthropol Paris 23(1-2):70-82.

Salceda B, Desántolo B, García Mancuso R, Plischuk M, Inda AM. 2012. The 'Prof. Dr. Rómulo Lambre' Collection: an Argentinian sample of modern skeletons. HOMO. J Comp Hum Biol 63(4):275-281.

Salo WL, Aufderheide, AC, Buikstra JE, Holcomb TA. 1994. Identification of Mycobacterium tuberculosis DNA in ancient mummy. Proceedings of National Academic of Science USA 91:2091-2094.

Santos AL. 2015. Archives and skeletons: An interdisciplinary approach to the study of paleopathology of tuberculosis. Tuberculosis (Edinb) 95(Suppl 1):S109-11. doi: 10.1016/j.tube.2015.02.014.

Santos AL, Roberts CA. 2006. Anatomy of a serial killer. Differential diagnosis of tuberculosis based on rib lesions of adult individuals from Coimbra identified skeletal collection, Portugal. Am J Phys Anthropol 130:38-49.

Santos AL, Alves-Cardoso F, Assis S, Villotte S. 2011. The Coimbra wokshop in musculoskeletal stress markers (MSM): an annotated review. Antropologia Portuguesa 28:135-161.

Santos AL, Gardner MT, Allsworth-Jones P. 2013. Treponematosis in Pre-Columbian Jamaica: a biocultural approach to the human cranium found in Bull Savannah. J Archaeol Sci 40 (1):490-496.

Scabuzzo C. 2012. Estudios bioarqueológicos de marcadores de estrés ocupacional en cazadores-recolectores pampeanos del Holoceno temprano-medio. Análisis de la serie esqueletal de Arroyo Seco 2. Rev Arg Antropol Biol 14(1):17-31.

Schmitt A, Cunha E, Pinheiro J, editores. 2006. Forensic anthropology and medicine. Complementary sciences from recovery to cause of death. Totowa, Nueva Jersey: Humana Press.

Sepúlveda M, Arriaza B, Standen VG, Rousseliére H, Van Elslande E, Santoro CM, Walter P. 2015. Análisis Microestratigráficos de Recubrimientos Corporales de una Momia Chinchorro, Extremo Norte de Chile. Chungara, Revista de Antropología Chilena 47(2): 239-247.

Serafin S, Peraza Lope C, González EU. 2014. Bioarchaeological investigation of ancient Maya violence and warfare in inland northwest Yucatan, Mexico. Am J Phys Anthropol 154(1):140-151.

Shendure J, Ji H. 2008. Next-generation DNA sequencing. Nature Biotechnology 26(10):1135-1145.

Sianto L, Vieira de Souza M, Chame M, Fátima da Luz M, Guidon N, Pessis A-M, Araújo A. 2014. Helminths in feline coprolites up to 9000years in the Brazilian Northeast. Parasitology international 63(6):851-857.

Smith NH, Hewinson RG, Kremer K, Brosch R, Gordon SV. 2009. Myths and misconceptions: the origin and evolution of Mycobacterium tuberculosis. Nature 7:537-544.

Spencer SD. 2012. Detecting violence in the archaeological record: clarifying the timing of trauma and manner of death in cases of cranial blunt force trauma among pre-Columbian Amerindians of West-Central Illinois. Int J Paleopathol 2(2-3):112-122.

Spigelman M, Shin DH, Bar Gal GK. 2012. The promise, the problems, and the future of DNA analysis in paleopathology studies. En: Grauer A, editor. A companion to paleopathology. West Sussex: John Wiley & Sons. p 133-151.

Standen VG, Arriaza BT. 2000a. La treponematosis (yaws) en las poblaciones prehispánicas del desierto de Atacama (Norte de Chile). Chungara 32(2):185-192.

Standen VG, Arriaza BT. 2000b. Trauma in the preceramic coastal populations of northern Chile: violence or occupational hazards? Am J Phys Anthropol 112(2):239-249.

Stone A, Wilbur A, Buikstra JE, Roberts CH. 2009. Tuberculosis and leprosy in perspective. Yearbk Phys Anthropol 52:66-94.

Stuart-Macadam P. 1985. Porotic hyperostosis: representative of a childhood condition. Am J Phys Anthropol 66:391-398.

Stuart-Macadam P. 1989. Porotic hyperostosis: relationships between orbital and vault lesions. Am J Phys Anthropol 80:187-193.

Stuart-Macadam P. 1998. Iron deficiency anemia: exploring the difference. En: Grauer A, Stuart-Macadam P, editores. Sex and gender in paleopathological perspective. Cambridge: Cambridge University Press. p 45-63.

Suby JA. 2014a. Porotic hyperostosis and cribra orbitalia in human remains from Southern Patagonia. Anthropological Science (the Anthropological Science of Nippon) 122(2): 69-79.

Suby JA. 2014b. Nódulos de Schmorl en restos humanos arqueológicos de Patagonia Austral. Magallania 42(1):135-147.

Temple DH, Goodman AH. 2014. Bioarcheology Has a “Health” Problem: Conceptualizing “Stress” and “Health” in Bioarcheological Research. Am J Phys Anthropol 155:186–191.

Tiesler V, Jaén MT. 2012. Conducting paleopathology in Mexico: past, present and future agendas. En: Buikstra J, Roberts C, editores. The global history of paleopathology. Pioneers and prospects. Oxford: Oxford University Press. p 305-311.

Tobias PV. 1991. On the scientific, medical, dental and educational value of collections of human skeletons. Int J Anthropol 6:277-280.

Turner G, Anderson T. 2003. Marked occupational dental abrasion from Medieval Kent. Int J Osteoarchaeol 13:168-172.

Turner-Walker G, Mays S. 2008. Histological studies on ancient bone. En: Pinhasi R, Mays S, editores. Advances in human palaeopathology. West Sussex: John Wiley & Sons. p 121-146.

Usher B. 2002. Reference samples: the first step in linking biology and age in the human skeleton. En: Hoppa RD, Vaupel JW, editores. Paleodemography. Age distributions from skeletal samples. Cambridge: Cambridge University Press. p 29-47.

Van Gerven D, Armelagos G. 1983. "Farewell to paleodemography?" Rumors of his death have been greatly exaggerated. J Hum Evol 12:353-360.

Van Noorden, R. 2014. The impact gap: South America by the numbers. Nature 510(7504):202-203.

Verano JW. 2008. Trophy head-taking and human sacrifice in Andean South America. En: Silverman H., Isbell WH, editores. Handbook of South American Arcaheology. Springer. p 1045-1058.

Verano JW, Chávez Balderas X. 2014. La bioarqueología del sacrificio humano en Mesoamérica y los Andes prehispánicos: retos en su identificación e interpretación. En: Luna LH, Aranda CM, Suby JA, editors. Avances recientes de la bioarqueología latinoamericana. Buenos Aires: Grupo de Investigación en Bioarqueología. p 361-383.

Verano JW, Ubelaker DH, editors. 1992. Disease and demography in the Americas. Washington DC: Smithsonian Institution Press.

Waldron T. 1994. Counting the dead: the epidemiology of skeletal populations. Chichester: John Willey & Sons.

Waldron T. 2009. Paleopathology. Cambridge: Cambridge University Press.

Waldron T. 2012. Joint disease. En: Grauer A, editor. A companion to paleopathology. West Sussex: John Wiley & Sons. p 513-530.

Walker PL, Bathurst RR, Richman R, Gjerdrum T, Andrushko V. 2009. The causes of porotic hyperostosis and cribra orbitalia: a reappraisal of the iron deficiency anemia hypothesis. Am J Phys Anthropol 139:109-125.

Walker D, Powers N, Connell B, Redfern R. 2015. Evidence of Skeletal Treponematosis from the Medieval Burial Ground of St. Mary Spital, London, and Implications for the Origins of the Disease in Europe. Am J Phys Anthropol 156:90–101.

Wapler U, Crubézy E, Schultz M. 2004. Is cribra orbitalia synonymous with anemia? Analysis and interpretation of cranial pathology in Sudan. Am J Phys Anthropol 123:333-339.

Watson JT. 2007. Prehistoric dental disease and the dietary shift from cactus to cultigens in northwest Mexico. Int J Osteoarchaeol 18(2):202-212.

Watson L, Carranza C, Shiguekawa A. 2011. Identidad y construcción del muerto en los fardos del Museo de Sitio de Ancón. Libro de resúmenes de la IV Reunión de la Asociación de Paleopatología en Sudamérica, 2 al 5 de Noviembre, Lima, Perú. p. 59.

Weiss E, Jurmain R. 2007. Osteoarthritis revisited: a contemporary review of aetiology. Int J Osteoarchaeol 17:437-450.

Weiss E, Corona L, Schultz B. 2012. Sex differences in musculoskeletal stress markers: problems with activity pattern reconstructions. Int. J. Osteoarchaeol 22:70-80.

Wesolowski V, Ferraz Mendonça de Souza SM, Reinhard KJ, Ceccantini G. 2010. Evaluating microfossil content of dental calculus from Brazilian sambaquis. J Archaeol Sci 37(6): 1326-1338.

Weston DA. 2012. Nonspecific infection in paleopathology: interpreting periosteal reactions. En: Grauer A, editor. A companion to paleopathology. West Sussex: John Wiley & Sons, Ltd. p 492-512.

Weyricha LS, Dobneyb K, Cooper A. 2015. Ancient DNA analysis of dental calculus. J Hum Evol 79:119–124.

Wilbur AK, Bouwman AS, Stone AC, Roberts CA, Pfister LA, Buikstra JE, Brown TA. 2009. Deficiencies and challenges in the study of ancient tuberculosis DNA. J Archaeol Sci 36:1990-1997.

Wood JW, Milner GR, Harpending HC, Weiss KM. 1992. The osteological paradox. Curr Anthropol 33:343-370.

Wright L, Yoder C. 2003. Recent progress in bioarchaeology: approaches to the osteological paradox. J Archaeol Res 11(1):43-69.

Zambaco-Pachá D. 1914. Anthologie. La lèpre à travers les siècles et les contrées. Paris: Masson y C[ie] Éditeurs.

Zink AR, Molnar E, Motamedi N, Palfy G, Marcsik A, Nerlich AG. 2007. Molecular history of tuberculosis from ancient mummies and skeletons. Int. J. Osteoarchaeol. 17:380-391.

Zuckerman MK, Turner BL, Armelagos GJ. 2012. Evolutionary thought in paleopathology and the rise of the biocultural approach. En: Grauer A, editor. A companion to paleopathology. West Sussex: John Wiley & Sons. p 34-57.

Capítulo 13. Evolución de los Primates: desde su orígen hasta los primeros registros de homininos.

Marcelo F. Tejedor [1, 2]

[1] Centro Nacional Patagónico- CONICET. Argentina. tejedor@cenpat-conicet.gob.ar
[2] Facultad de Ciencias Naturales, Sede Trelew. Universidad Nacional de la Patagonia “San Juan Bosco”.

1. Introducción.

Las hipótesis acerca del origen del Orden Primates han sido diversas aunque esencialmente giran en torno al momento de la diversificación de las angiospermas, de modo que ambos eventos evolutivos pudieron haber tenido estrecha relación. En principio, estableciendo analogías con las formas actuales de primates, vemos que las adaptaciones a la vida arbórea prevalecen en todos los grupos del orden y, dadas las evidencias paleontológicas, podemos suponer que el pasaje de la terrestrialidad hacia la vida en los árboles debió ser trascendental en el origen de los primates. Esto pudo ocurrir en algún momento durante el Cretácico tardío y afianzarse como las adaptaciones más exitosas durante el Paleógeno (Figura 1), el momento de mayor diversificación de los primeros grupos de primates. Cabe destacar que durante el Cretácico los primitivos primates debieron competir con numerosos grupos de mamíferos que ya existían con notable diversidad desde el Mesozoico temprano, y eso pudo conllevar a la competencia por los recursos, que se vería favorecido por la mencionada diversificación de las angiospermas. No obstante, tal diversidad aún presenta cuestiones inciertas acerca de qué es un primate en el origen. La existencia de formas fósiles como los Plesiadapiformes durante el Paleoceno y Eoceno temprano de lo que hoy es Norteamérica, Europa y Asia (como parte del desmembramiento del continente del norte, Laurasia), una fauna sumamente

abundante en relación con otros mamíferos, con adaptaciones morfológicas y funcionales primatoideas en su anatomía dentaria especialmente, condujo a pensar que podrían constituir un suborden de los Primates. No obstante, la aparición de formas anatómicamente modernas ya en el Eoceno, los Euprimates, que involucraban a una gran diversidad en los continentes del norte, motivó la tendencia a separar a los Plesiadapiformes de los "verdaderos Primates". A partir de entonces, la radiación se centraría en dos grandes agrupamientos, o subórdenes, Haplorhini y Strepsirrhini (Figura 2), cuyas afinidades con las formas extintas del Paleógeno aún continúan debatiéndose. Lo cierto es que el linaje que conduce a los humanos está indudablemente ligado a los Haplorhini, dentro de los cuales nos involucra la evolución de los Catarrhini, o primates del Viejo Mundo.

2. LAS FORMAS PRIMITIVAS

a. HACIA EL ORIGEN DE LOS PRIMATES

Las hipótesis en torno a la aparición del orden podrían considerarse interrelacionadas, y el momento del origen se presentó muy probablemente hacia el Cretácico tardío (Soligo & Martin, 2006; Sussman et al., 2013). Los acontecimientos que acompañaron la aparición de nuestro orden tienen aparente relación, como se mencionó arriba, con la diversificación de las angiospermas durante el mismo periodo, lo cual propició un escenario paleoecológico apropiado para que ciertos eventos adaptativos tuvieran lugar. En este marco se deben explorar las posibles relaciones con otros grupos basales para estimar su divergencia. En tiempos recientes se ha insistido en la hipótesis de una categoría supraordinal para agrupar a los Primates con sus grupos más cercanamente relacionados, y así la propuesta del Superorden Archonta engloba a los Primates juntamente con los Dermoptera (colugos o zorros voladores), Scandentia (musarañas arbóreas) y Chiroptera (murciélagos) (ver Silcox et al., 2005, y referencias allí citadas). No obstante, los estudios moleculares no respaldan fácilmente la existencia de este agrupamiento, ya que los murciélagos se aproximarían más, en términos moleculares, a los carnívoros y ungulados. De todos modos, existe mejor soporte a la hipótesis de monofilia de Primates, Scandentia y Dermoptera, que fueran nominados como Euarchonta (Waddell et al., 1999). Cabe destacar que los tiempos iniciales en la radiación de los primates no cuenta con un registro fósil que lo respalde, y la evidencia más antigua de un posible primate es *Purgatorius*, del Paleoceno más temprano de Montana, en Estados Unidos. Aunque se lo ha ligado desde hace más de cuatro décadas con los primates (Clemens, 2004), el caso es que *Purgatorius* se considera un Plesiadapiforme basal, y por ende un posible primate. Durante décadas, los Plesiadapiformes han sido

tratados como primitivos primates debido principalmente a sus adaptaciones dentarias, aunque no guardaban ciertas similitudes craneales con los Euprimates. Entonces cabe la pregunta: ¿qué es un primate? Y aquí tendremos ciertas características generales que solamente engloban a los simios y monos, lorises y lemures, así como a los tarsios, y brevemente se puede resumir en la posición convergente, anterior de las órbitas, manos y pies adaptados a la vida arbórea, prehensión, pulgares oponibles y presencia de uñas planas en la mayoría de sus dígitos. Y estando el registro fósil de primates mayormente integrado por material dentario, es de destacar que adquirieron una dieta más frugívora que motivó adaptaciones dentarias particulares, entre ellas las coronas más bajas, cuencas de masticación más amplias y cúspides más bajas en relación a un patrón morfológico más insectívoro, como lo representarían los dientes más estrictamente cortantes de posibles ancestros insectívoros.

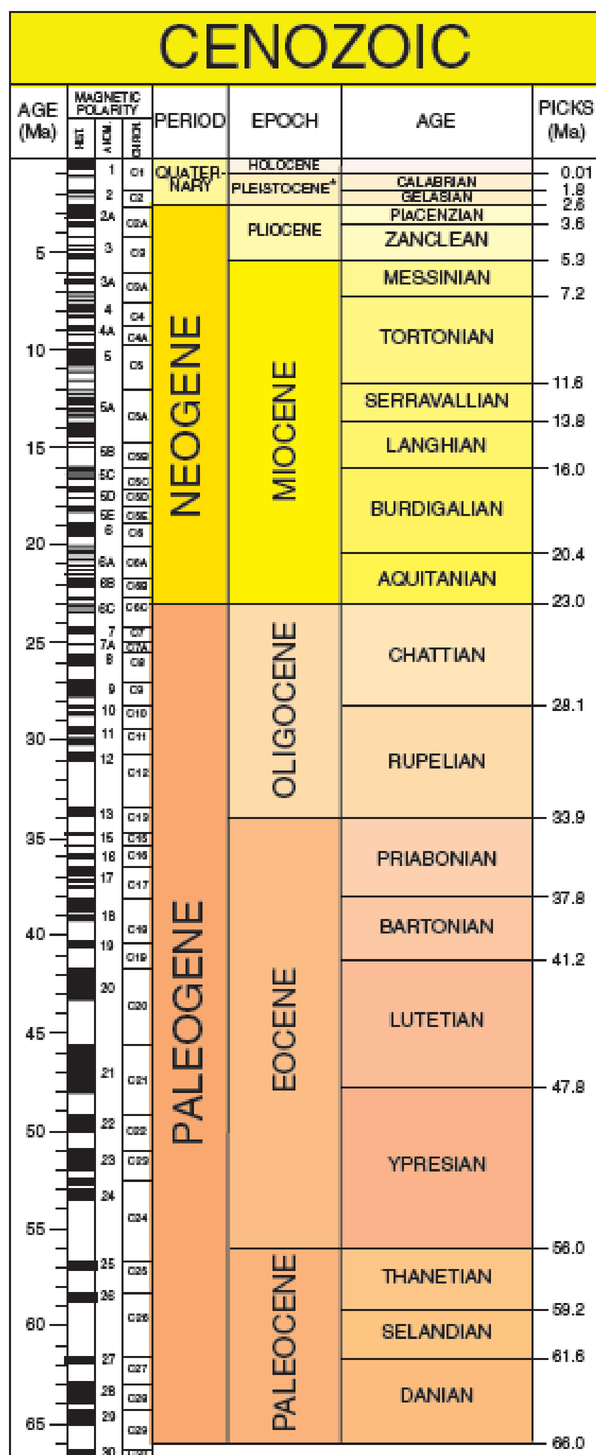


Figura 1: Escala de tiempo geológico centrada en el Cenozoico (extraida parcialmente de Gradstein, F.M, Ogg, J.G., Schmitz, M.D., et al., 2012, The Geologic Time Scale 2012: Boston, USA, Elsevier, DOI: 10.1016/B978-0-444-59425-9.00004-4.)

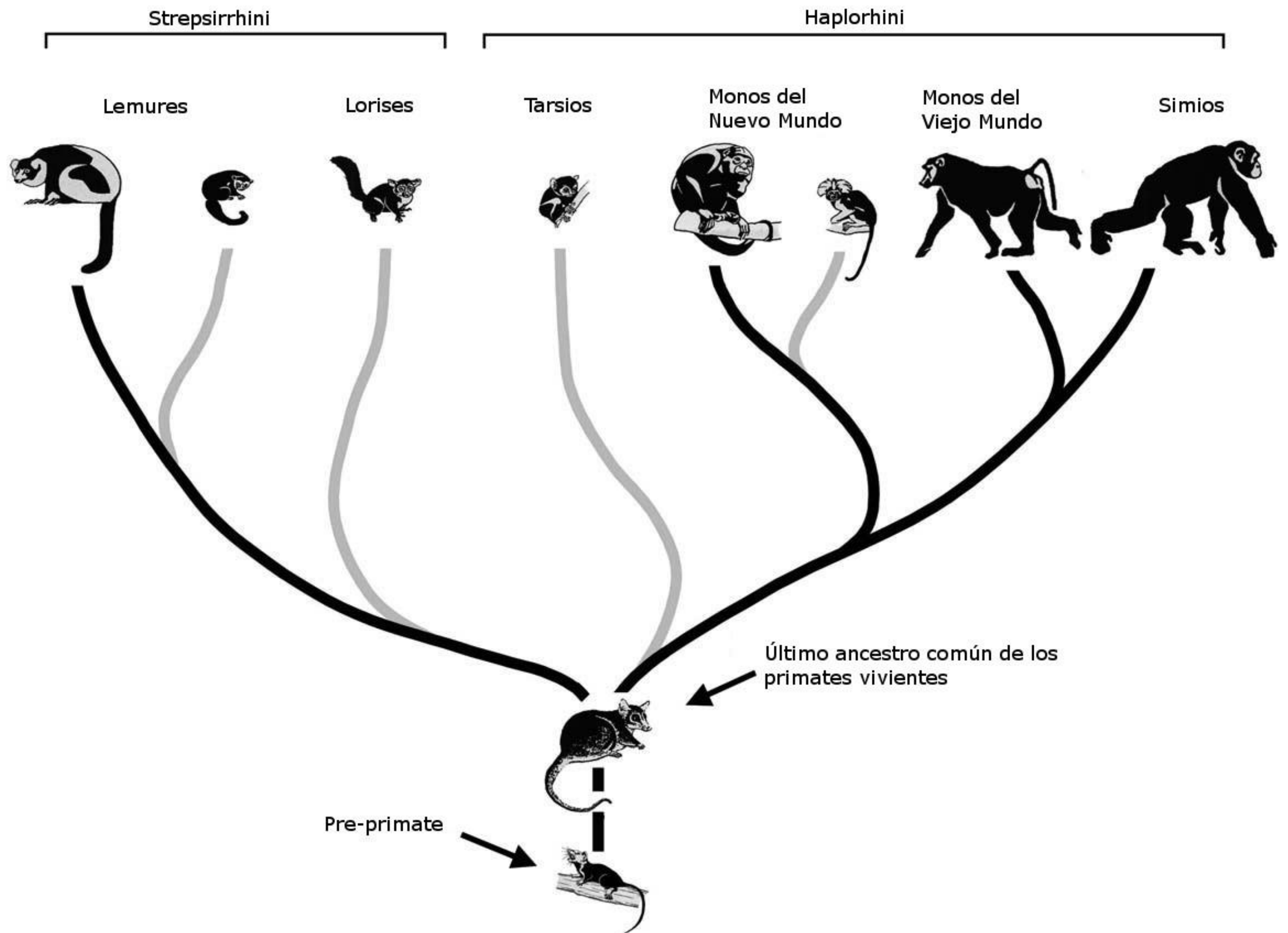


Figura 2: Filogenia de los primates modernos (modificada de Soligo y Martin, 2006).

Los Plesiadapiformes incorporan una serie de características que podrían ser comunes con los primates, aunque también poseen especializaciones que no serían precursoras de la aparición de los Euprimates. Décadas después de los primeros descubrimientos, la discusión en torno a la inclusión o no de los Plesiadapiformes dentro del Orden Primates, así como el status de *Purgatorius* como el primate más antiguo conocido, aún continúa.

3. LOS EUPRIMATES

Durante el Eoceno temprano, los “verdaderos primates”, o primates de aspecto moderno, hacen su aparición y difieren en características esenciales respecto de sus predecesores Plesiadapiformes. Desarrollan una anatomía moderna con ciertas características morfológicas distintivas y vinculadas en ciertos aspectos a los estrepsirrinos modernos, informalmente llamados “prosimios”. Entre ellas, se cuentan el acortamiento del rostro, la formación de una barra postorbital que separa las cavidades orbitarias de las fosas temporales, adquieren mayor tamaño cerebral dándole a la bóveda craneana un aspecto más redondeado; presentan uñas planas en lugar de garras, y sus habilidades locomotoras incluyen un repertorio de movimientos más allá del cuadrupedalismo estricto, tales como adaptaciones al salto en los miembros posteriores, o miembros anteriores más gráciles y propensos a hábitos trepadores (Dagosto, 2007). Este compendio de adaptaciones les habría permitido poseer hábitos más variados y colonizar espacios dentro del nuevo espectro paleoecológico del Eoceno. Sus órbitas más frontalizadas y mayor complejidad del sistema nervioso les facilitó modos de vida sustancialmente diferentes de los anteriores Plesiadapiformes, y respecto de otros mamíferos. Así surgen los diferentes linajes evolutivos de los primitivos Euprimates, generalmente Strepsirrhini y Tarsiiformes (ver más abajo) que se distribuyeron en regiones muy amplias abarcando desde Norteamérica y Europa, junto a ciertas regiones de Asia y África. No obstante, hasta el momento no se registraron esas formas en América del Sur ni Central. La dispersión por los continentes del norte -Norteamérica, Europa y Asia- se vio facilitada por un fenómeno paleoclimático conocido como el Máximo Térmico del Paleoceno-Eoceno (Katz et al., 1999; Zachos et al., 2001), donde las temperaturas mundiales tuvieron las medias más elevadas de todo el Cenozoico, con la consecuente diversidad paleoflorística y heterogeneidad de ambientes terrestres que propiciaron las radiaciones adaptativas de grupos de mamíferos a nivel global; los primates se favorecieron de modo que fue en esos momentos, y especialmente a partir del Eoceno más temprano, cuando ocurre la radiación más antigua de los Euprimates. No obstante, no es claro dónde se originaron ni cuáles fueron los posibles ancestros, y así evolucionaron para convertirse en grupos muy abundantes entre los ensambles de mamíferos fósiles del Eoceno temprano, del mismo modo que ocurriera con los anteriores Plesiadapiformes. Se reconocen dos géneros primitivos como los representantes más antiguos de los Primates, *Altiatlasius*, del Paleoceno tardío de Marruecos, y *Altanius*, del Eoceno temprano de Mongolia, con un reducido tamaño corporal que oscilaba entre 50-100 grs. para el primero, y apenas 10 grs. para el segundo (Fleagle, 2013). *Altiatlasius* apenas se

conoce por escasos dientes aislados, en tanto *Altanius* es ampliamente conocido en prácticamente toda su serie dentaria. Ha sido muy complejo elucidar sus relaciones filogenéticas, más allá de que sus estructuras dentarias demuestran caracteres netamente primitivos. Hoy se estima que podrían corresponder a la radiación basal previa a los dos grandes grupos que caracterizarán al Eoceno, los que se detallan a continuación.

Los primitivos Euprimates pueden dividirse en dos grandes superfamilias: Adapoidea (generalmente afines a los prosimios Strepsirrhini que radiaron posteriormente) y Omomyoidea (vinculados a los Haplorhini, incluyendo Tarsiiformes y Anthropoidea). Durante el Eoceno temprano, los géneros más primitivos de ambas superfamilias tuvieron características dentarias similares, recordando que los dientes constituyen los registros más abundantes. No obstante, las características craneales en especímenes posteriores demuestran morfologías derivadas y distintivas para ambos grupos. Podemos distinguir brevemente a los Omomyoidea respecto de los Adapoidea por poseer rostros más cortos, bóvedas craneales más elevadas, órbitas más grandes, y muchas especies con dientes de coronas más planas, indicando probablemente hábitos más frugívoros (Fleagle, 2013). En este sentido, los adapoideos constituirían los patrones morfológicos más primitivos entre los primates, y algunos de sus géneros representativos serían *Adapis*, *Cantius* y *Notharctus*, con registros fósiles abundantes en Norteamérica, habiendo demostrado evolución gradual de sus caracteres a través del Eoceno inferior a medio, como fuera demostrado para Norteamérica (Gingerich, 1986). Uno de los más populares géneros de adapoideos descriptos ha sido *Darwinius* (Franzen et al., 2009), probablemente el más completo registro de un primate fósil, consistente en el esqueleto de una hembra juvenil que también conservó impresiones de la piel y contenido estomacal; es uno de los extraordinarios especímenes preservados de las canteras de Messel, en Alemania, datado para el Eoceno medio (Figura 3).

Los omomyoideos, más similares a los tarsios, han desarrollado una exitosa radiación distribuidos ampliamente por Norteamérica, Europa y Asia, aunque probablemente también en Africa. Aparentemente, los Microchoeridae europeos han tenido una radiación distinta respecto de los norteamericanos Omomyidae (Hooker, 2007), aunque se ha sugerido que ambos grupos derivan del linaje de *Teilhardina*, el género de omomyoideo más antiguo registrado y portador de primitivos caracteres que podrían convertirlo en precursor de los restantes (Fleagle, 2013). Es evidente que los omoyoideos pudieron originar al linaje que conduce a *Tarsius*, e incluso la Familia Tarsiidae y el propio

género *Tarsius* podría tener sus representantes más primitivos en el Eoceno de Asia, bajo la especie *Tarsius eocaenus*, del Eoceno medio de China (Beard et al., 1994).

4. ORIGEN Y RADIACIÓN DE LOS ANTHROPOIDEA

Uno de los temas más controversiales en la evolución de los primates gira en torno al origen de los Anthropoidea. Es el infraorden que incluye a los catarrinos (Monos del Viejo Mundo, incluido el linaje humano) y los platirrinos (Monos del Nuevo Mundo), como parte del suborden Haplorhini, que también incluye a los Tarsiiformes, el grupo hermano de los Anthropoidea. Las características que definen a los antropoideos son usualmente discutidas, y los registros más primitivos de aparentes antropoideos han sido algunas veces cuestionados.

Los registros asiáticos de posibles Anthropoidea han sido de relevancia durante las últimas dos décadas, particularmente desde el descubrimiento de los Eosimiidae (Beard et al., 1994, 1996) en los rellenos de fisuras de Shanghuang, en la provincia de Jiangsu, Eoceno medio de China. Los géneros descriptos son *Eosimias* y *Phenacopithecus*, con tres especies para el primero y dos para el segundo. En desmedro de algunos caracteres primitivos evidentemente relacionados a tarsiformes, los autores enumeran ciertas características dentarias derivadas que los acercan al morfotipo esperado para los antropoideos basales, de ahí que se consideren mayormente como grupo stem de los Anthropoidea. Entre esos caracteres se cuentan los incisivos de forma más espatulada e implantados más verticalmente en los alvéolos, caninos más desarrollados y molares inferiores con amplias cuencas masticatorias. Estas afirmaciones tuvieron severas críticas inicialmente, aunque el estatus antropoideo de los eosímidos fue tomando aceptación más generalizada.



Figura 3: Darwinius *massillae*, holotipo (modificado de Franzen et al., 2009).

Otros géneros atribuidos a los Eosimiidae se hallaron fuera de China. *Bahinia* se recuperó en Myanmar, en niveles del Eoceno medio de la Formación Poundang, conocido por restos de denticiones superiores e inferiores parciales; tiene mayor tamaño que *Eosimias* aunque su morfología dentaria es similar (Jaeger et al., 1999). *Anthrasimias* procede del Eoceno inferior de India (Bajpai et al., 2008), en tanto *Phileosimias* se halló en niveles más modernos correspondientes al Oligoceno de Pakistán. Ambos han sido cuestionados posteriormente por su supuesta pertenencia a los Eosimiidae (Gunnell et al., 2008; Seiffert et al., 2009), y las controversias aún perduran.

Otros posibles antropoideos asiáticos conforman la familia Amphipithecidae, conocida desde principios del siglo XX, aunque los más recientes trabajos en el sudeste asiático aumentaron el registro y las discusiones en torno a sus afinidades. *Amphipithecus* y *Poundangia* proceden del Eoceno medio de la misma Formación Poundang que contiene a *Bahinia*, en Myanmar, y son precisamente los restos más antiguos conocidos para los Amphipithecidae (ver Beard, 2002). Tienen un considerable tamaño corporal, posiblemente mayores a 5 kg, con molares de coronas bajas y mandíbulas robustas y profundas, con la sínfisis no fusionada (una característica que los alejaría del patrón esperado para los Anthropoidea).

Una alternativa propuesta sobre las relaciones entre los Anthropoidea asiáticos y africanos tiene fundamentos en el género *Afrasia*, procedente de niveles del Eoceno medio-tardío, también de la Formación Poundang, en Myanmar, y descripto muy recientemente (Chaimanee et al., 2012). Las similitudes entre los molares superiores de *Afrasia* y *Afrotarsius lybicus*, procedente de la localidad Dur At-Talah, también del Eoceno medio-tardío de Libia (Jaeger et al., 2010), han llevado a Chaimanee et al. (2012) a proponer una dispersión de los antropoideos primitivos desde Asia a África durante el Eoceno medio, conformando *Afrasia* y *Afrotarsius* el nuevo infraorden propuesto por los autores, Eosimiiformes, que agrupa a los Eosimiidae mencionados más arriba, juntamente con los Afrotarsidae, conformados por *Afrasia* y *Afrotarsius*; en el primer agrupamiento, se integran las formas exclusivamente asiáticas, en tanto los Afrotarsidae constituirían un taxón de estirpe afro-asiática. De todos modos, los autores sugieren que no habría relación especial entre los eosimiformes y el grupo *crown* de los Anthropoidea, quedando claramente explicitado que los Eosimiiformes consituyen un grupo *stem* dentro del clado de los Anthropoidea. Como aporte novedoso, el reciente hallazgo de un molar superior de un primate del Eoceno medio-tardío de Túnez, nominado *Amamria*, da cuenta de la posible morfología intermedia entre eosimiformes y simiformes, según lo sostienen Marivaux et al. (2014).

Ya en el continente africano y su conexión con la Península Arábiga, encontramos sitios de gran interés paleoprimatológico (Figura 4) que pudieron desempeñar un papel importante en la radiación de los Anthropoidea. Uno de esos yacimientos es de renombre y larga historia de hallazgos de primitivos antropoideos, algunos de ellos previos a la divergencia Catarrhini-Platyrrhini. Se trata de la depresión del Fayum, en Egipto, donde se han recolectado numeroso géneros de antropoideos que datan desde el Eoceno tardío al Oligoceno temprano (ver Seiffert, 2012, y referencias allí citadas), siendo los niveles más basales de una antigüedad de 37 Ma. Sumado a estos hallazgos, podría decirse que el Fayum constituye el mejor registro de la evolución de mamíferos en el continente africano (Fleagle y Gilbert, 2006).

En estos sedimentos egipcios, uno de los grupos destacados por sus características es la superfamilia Parapithecoidea. Estos primates incluyen diversos géneros conocidos por sus rasgos peculiares que muchas veces se han ligado a los platirrinos del Nuevo Mundo, entre ellos el contacto entre los huesos zigomático y temporal, típicamente platirrino. No obstante, es prudente afirmar que los parapitecoideos reúnen caracteres primitivos como grupo temprano. Se conocen por restos craneales, dentarios y postcraneales. Los géneros mejor representados son *Parapithecus* y *Apidium*, aunque su forma más temprana es *Biretia*, un diminuto primate que también tiene distribución en el Eoceno tardío de Libia y Argelia, además de Egipto. Una de las especies de *Biretia* se registra en los niveles más bajos del Fayum, la Formación Birket Qarum (BQ) (Seiffert, 2012). De la afamada localidad L-41, suprayacente a BQ, proceden también molares aislados del género *Abuqatrania*, que denotan características más primitivas que el resto de los parapitecoideos (Simons et al., 2001). Pero no sólo de Egipto procede esta superfamilia. Se han mencionado un húmero de parapitecoideo del Paleógeno de Tanzania (Stevens et al., 2005), y el nuevo género *Lokonepithecus*, del Oligoceno de la cuenca de Turkana, en Kenia (Ducrocq et al, 2011), con posibles adaptaciones a la frugivoría extrema.

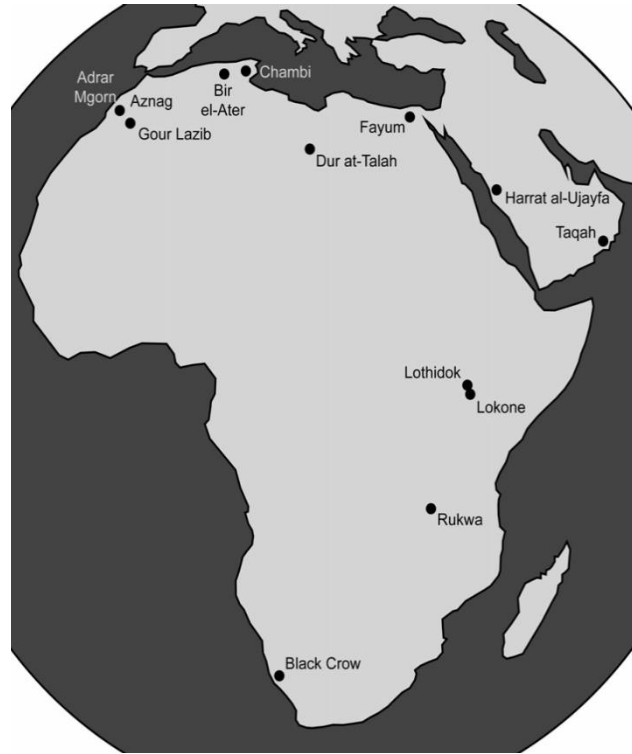


Figura 4: Sitios paleoprimatológicos paleógenos de la región Afro-Arábiga.

Los Proteopithecidae constituyen una familia peculiar, integrada por los géneros *Proteopithecus* y *Serapia*, procedentes de L-41 del Fayum. *Proteopithecus* es conocido por restos craneales, abundantes restos dentarios, y elementos del esqueleto postcraneal (Miller y Simons, 1997; Simons y Seiffert, 1999). Sus caracteres dentarios, con coronas moderadamente bunodontes, indicarían una dieta frugívora e insectívora (Fleagle, 2013). Cabe destacar que poseen tres premolares superiores e inferiores, una característica que conservan los platirrinos del Nuevo Mundo, en tanto en los catarrinos se reducen a dos.

Se han propuesto similitudes entre *Proteopithecus* y los platirrinos más antiguos registrados hasta el momento, el género *Branisella* (Oligoceno temprano, unos 26 Ma) (ver Miller y Simons, 1997; Takai et al., 2000), siendo probable que exista algún vínculo filogenético entre los proteopitécidos y los primitivos platirrinos.

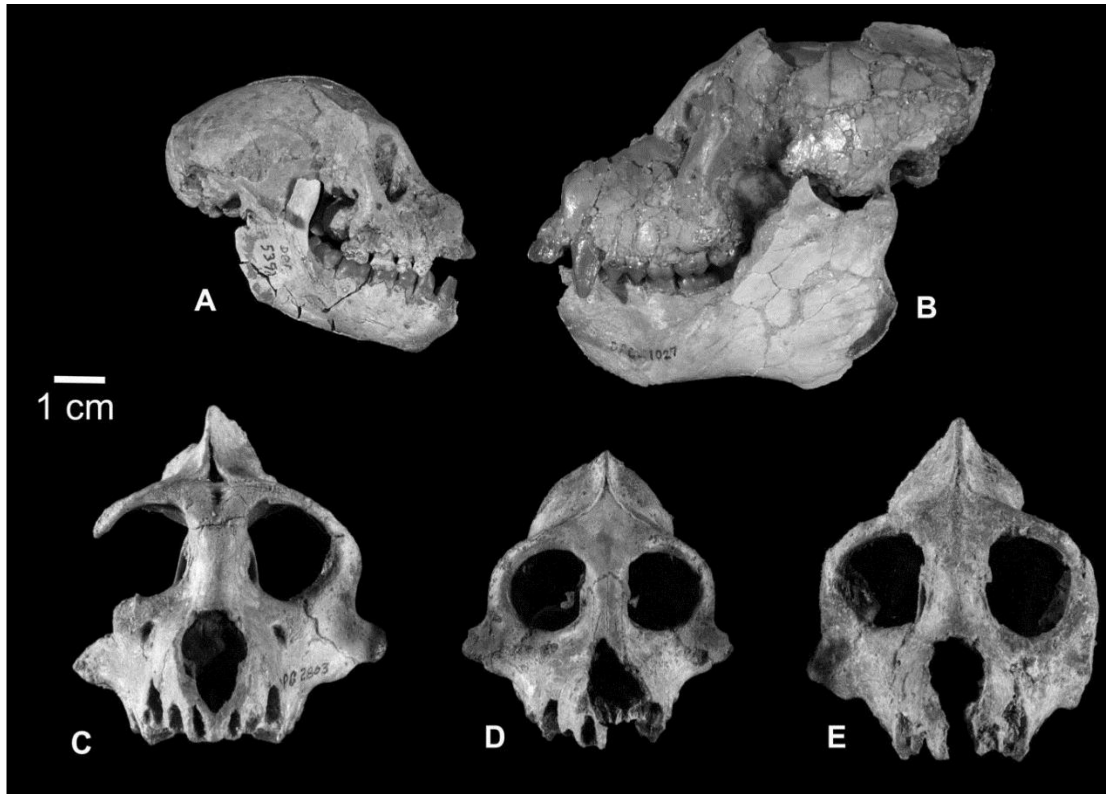


Figura 5: Cráneos de *Aegyptopithecus zeuxis*, propliopitécido registrado en el Oligoceno temprano del Fayum, Egipto, demostrando dimorfismo sexual. A) hembra (CGM 85785), B) macho (CGM 40237); C) DPC 2803, D) DPC 3161, y E) CGM 42842. (Modificado de Seiffert et al., 2010).

La superfamilia Propliopithecoidea está integrada por las familias Propliopithecidae y Oligopithecidae. Los Propliopithecidae se conocen desde hace varias décadas, y están representados por numerosos restos dentarios, craneales y postcraneales, que los convierten en el grupo mejor conocido para el Fayum (Figura 5). En términos generales, puede decirse que tienen similitudes fenéticas más cercanas a los simios que a los monos, y se reflejan en la estructura dentaria principalmente. No obstante, en ciertos caracteres demuestran estados primitivos y de más compleja homologación. Se describieron tres géneros: *Propliopithecus*, *Aegyptopithecus* y *Moeripithecus*, este último apenas conocido por sólo un espécimen con dos dientes inferiores, en tanto los dos primeros son ampliamente conocidos. Una de las características interesantes es que demuestran dimorfismo sexual, evidenciado por la diferencia de tamaño entre los caninos y los premolares anteriores inferiores, en tanto los molares presentan un aspecto muy similar al de los simios, con cúspides amplias y redondeadas, claramente distinguibles de los molares bilofodontes de los monos cercopitecoideos (ver más abajo).

Los Oligopithecidae constituyen otro grupo cuyas afinidades han sido debatidas durante mucho tiempo, y aún hoy continúan. En principio, poseen dos premolares del mismo modo que la condición vista en catarrinos, aunque otros caracteres dentarios y craneales indican características primitivas. *Oligopithecus* es conocido desde hace varias décadas para la Formación Jebel Qatrani, en Fayum, y luego se describió una especie en Omán, en la Península Arábiga (Gheerbrant et al., 1995); *Oligopithecus* tiene particularidades en la estructura de los molares, tales como la primitiva conformación del trigónido, elevado respecto a la cuenca del talónido, exhibiendo un paracónido en su parte anterior; asimismo, tiene un reborde anterior cortante en el premolar anterior, al modo de los antropoideos, especialmente catarrinos. *Catopithecus* es un género mejor conocido a partir de restos dentarios y craneomandibulares, así como restos poscraneales (Simons, 1989; Simons et al., 1999) que otorgan información importante acerca de su estatus antropoideo. Presenta amplios incisivos, dimorfismo sexual evidenciado por el tamaño de los caninos y reborde cortante del premolar anterior, entre las características destacadas, en tanto el cráneo tiene aspecto primitivo pero más similar a los platirrinos por poseer un anillo ectotimpánico fusionado a la bulla auditiva (Simons, 1995).

Talahpithecus es el tercer género atribuido tentativamente a los Oligopithecidae, pero procedente de la localidad de Dur At-Talah, Eoceno tardío de Libia (Jaeger et al., 2010). Está representado por un molar superior completo, y dos fragmentos de un premolar superior y molar inferior. No obstante la atribución de los autores a los oligopitécidos, recientes hallazgos de primates primitivos del Eoceno del Amazonas peruano, dan cuenta de estrechas relaciones con los primates sudamericanos más antiguos registrados (ver más abajo) (Bond et al., 2015).

Recientemente, Seiffert et al. (2010) describieron un extraño primate de los niveles más inferiores de Fayum, la cantera BQ2 que fuera asignada el Eoceno tardío. Se trata *Nosmips*, constituido por numerosos dientes de confusas relaciones, algunas de las cuales podrían atribuirse a estrepsirrinos y otras a haplorrinos, por lo cual su estatus filogenético es incierto.

Del mismo modo, *Altiatlasius*, un género procedente del Paleoceno tardío de Marruecos (Sigé et al., 1990; Godinot, 2007), con unos 57 millones de años de antigüedad, permanece como *incertae sedis* debido a su peculiar morfología dentaria, aunque se trataría del más antiguo Euprimate registrado hasta el momento. Son apenas 10 dientes aislados que se han atribuido a grupos tan dispares como antropoideos, estrepsirrinos, tarsiformes, pero cuyas afinidades permanecen irresueltas.

A modo de sumario sobre los registros fósiles de antropoideos típicos y antropoideos basales (i.e., Eosimiiformes), es innegable que la diversidad morfológica y dificultades para definir posibles morfotipos ancestrales torna el panorama confuso. Es importante no sólo comprender el origen del crown Anthropoidea, sino también los posibles predecesores de los dos grandes agrupamientos que se derivan de estos: Catarrhini y Platyrrhini. Los Catarrhini están integrados por los Cercopithecoidea, o "monos del Viejo Mundo", y Hominoidea, vulgarmente llamados simios. Los cercopitecoideos incluyen a los monos que divergen del grupo que integrará nuestros ancestros homininos.

5. CATARRINOS

De acuerdo a lo planteado arriba, surge la hipótesis de que los Propliopithecoidea del Fayum podrían considerarse como grupo stem Catarrhini y, de este modo, el registro más antiguo hasta el momento. No obstante, unos de los registros recientes más novedosos lo constituye el género *Saadanius*, del Oligoceno medio de Arabia Saudita, datado en aproximadamente 29-28 Ma (Zalmout et al., 2010). Se trata de un espécimen craneal que conserva parte del rostro y la dentición superior, y su aspecto es definitivamente más avanzado que los primates del Fayum, habiéndose sugerido la posibilidad de que se halle cercano a la divergencia entre cercopitecoideos y hominoideos.

Para Africa se reporta al género *Kamoyapithecus*, del Oligoceno más tardío del norte de Kenia (Leakey et al., 1995), aunque la escasez del material no permite determinar si pertenece a un cercopitecoideo u hominoideo.

Contrariamente al escaso registro de cercopitecoideos para estos momentos del Terciario, a partir del Oligoceno más tardío y hasta el Mioceno medio (aproximadamente entre 25 y 15 Ma), se desarrolló una importante radiación de primitivos catarrinos que se ubican en la superfamilia Proconsuloidea (Fleagle, 2013), aunque su status es aún dudoso, ya que se registran algunos especímenes con características más modernas respecto a los Propliopithecoidea del Fayum, pero no se define su relación con los hominoideos, pudiendo tratarse de un grupo *stem* de éstos. Entre los taxones más conocidos se hallan varias especies del género *Proconsul*. Los rangos de tamaño estimados van desde los 3,5 kg (*Micropithecus*) hasta los 50 kg o aún más (*Afropithecus, Samburupithecus, Proconsul major*) (Fleagle, 2013), todos procedentes de Kenya y Uganda.

Ciertos géneros más modernos del este africano podrían tener una más cercana relación con los hominoideos recientes, tal el caso de *Kenyapithecus* y *Chororapithecus*, habiendo sido este último

directamente relacionado con el linaje que conduce al gorila actual (Suwa et al., 2007); de todos modos, su relación con los simios vivientes ha sido cuestionada (Harrison, 2010).

En Europa y Asia se han registrado numerosos géneros de catarrinos desde el Mioceno inferior, hace aproximadamente 17 Ma (Andrews et al., 1996), que pueden dividirse en dos grupos: los Pliopithecoidea, más primitivos y relacionados probablemente con los Propliopithecoidea del Fayum, y los Hominoidea, estos últimos presentando discrepancias acerca de sus afinidades con los grupos actuales (Fleagle, 2013). Entre los taxones de mayores afinidades con grupos actuales, *Sivapithecus*, que habitó el norte de India hace entre aproximadamente 12 y 8 millones de años, tiene enormes similitudes fenotípicas con el actual orangután en sus características craneodentarias (Kelly, 2005). En tanto, un taxón considerado cercano filogenéticamente a *Sivapithecus*, ha alcanzado el mayor tamaño corporal en lo que se conoce de la evolución de los primates; se trata del género *Gigantopithecus* (von Koenigswald, 1983; Ciochon et al., 1990), sólo conocido por una considerable cantidad de dientes y mandíbulas, con una especie menor, *G. giganteus*, del Mioceno superior de India y Pakistán y unos 150 kg de peso corporal (equivalente a un gorila), en tanto la especie mayor, *G. blacki*, del Pleistoceno de China y Vietnam, se estima que alcanzó los 300 kg de peso. En términos generales, algunos hominoideos asiáticos podrían tener vinculación sólo con el linaje del actual orangután.

El registro fósil de los cercopitecoideos demuestra su presencia desde comienzos del Mioceno, tal como ocurrió con la radiación de los hominoideos. No obstante, se han diversificado notablemente desde el Mioceno tardío y Pleistoceno -momentos de mayor éxito en su radiación- hasta tiempos recientes en regiones de Africa, Asia y Europa. Los más tempranos cercopitecoideos, procedentes del Mioceno temprano a medio del norte y este de África, se incluyen en la familia Victoriapithecidae, con características netamente más primitivas respecto a los Colobidae y Cercopithecidae. Mayormente representados por dientes, los victoriapitécidos demuestran algunas características que anuncian la morfología bilofodonte de los molares de los cercopitecoideos, esto es, dos cúspides anteriores y dos posteriores alineadas transversalmente y unidas por una cresta; de todos modos, en ciertos especímenes se observa ausencia de la cresta, e incluso la presencia de una cresta oblicua en los molares superiores (uniendo metacono y protocono), denotando la primitiva estructura del trígono (Miller et al., 2009). De los cuatro géneros reconocidos hasta el momento, cabe destacar que *Victoriapithecus* se conoce también por un cráneo que ofrece caracteres algo más

primitivos, y una capacidad craneana menor si se compara con los cercopitecoideos modernos (Miller et al., 2009, y referencias allí citadas).

Los cercopitécidos fósiles ya aparecen en el Mioceno tardío africano, donde pueden diferenciarse las dos subfamilias modernas, cercopitecinos y colobinos, que luego se diversifican y expanden hacia Eurasia. Dado que las principales diferencias entre ambas subfamilias se deben a características de los tejidos blandos [tales como estómagos saculados en los colobinos, o bolsas en las mejillas (*cheek pouches*) en los cercopitecinos], es riesgosa la atribución de especímenes fósiles a una u otra subfamilia, más allá de que los cercopitecinos conservan generalmente molares con más largos trigónidos, coronas más elevadas y cúspides más bajas, así como cráneos con hocico más alargado y estrecho espacio entre las órbitas (Fleagle, 2013).

Los cercopitecinos pueden dividirse en tres grupos claramente reconocidos: macacos; babuinos, mangabeys y mandriles; y guenons, algunos de ellos conocidos para el registro fósil y la actualidad, tales como los géneros *Macaca*, *Papio*, *Theropithecus* y *Cercopithecus*.

Muchos colobinos extintos, en cambio, conservaron una morfología diversa y diferente de los taxones vivientes, incluyendo también una mayor distribución geográfica (Fleagle, 2013).

Estableciendo un parámetro comparativo entre la radiación miocena de lo simios hominoideos y los monos cercopitecoideos, existe una clara diferencia respecto al intervalo temporal y las etapas actuales de su evolución. Mientras los simios se diversificaron y expandieron su distribución geográfica durante el Mioceno temprano a medio, los cercopitecoideos radiaron notablemente desde el Mioceno tardío hasta tiempos recientes, y la escasa diversidad actual de hominoideos contrasta con la destacable diversidad de cercopitecoideos. Estas diferencias en diversidad temporal se han atribuido a diversas causas, especialmente a un posible reemplazo de las faunas de simios por las de cercopitecoideos, o posiblemente a cambios climáticos que afectaron diferencialmente a África y Europa durante el Mioceno (Harrison, 2010; Fleagle, 2013).

6. PLATIRRINOS

Los Platyrrhini conforman un grupo diverso con una distribución geográfica de los grupos actuales en la Región Neotropical, de acuerdo con la reciente revisión de las regiones biogeográficas (ver Morrone, 2006), donde la Región Neotropical integra el Reino Holotropical. Habitan desde el sur de México hasta el norte y nordeste de Argentina, habiendo desarrollado múltiples adaptaciones a ambientes diversos. Los platirrinos tienen un registro fósil también diverso, aunque escaso en número

de especímenes recuperados. Proceden de regiones distantes como la Patagonia y las Antillas Mayores, y algunos yacimientos en regiones coincidentes con su distribución actual, como Perú, Bolivia, Colombia y Brasil (Figura 6).

Los registros más antiguos hasta el momento proceden del Eoceno ¿tardío? de la Amazonia peruana, seguidos por los de Bolivia (26 Ma), y subsecuentemente aquéllos de Patagonia (entre 20 y 15,7 Ma), extendiéndose hasta el Pleistoceno tardío de Brasil y Caribe.

La Patagonia argentina cuenta con un registro de 8 géneros fósiles descriptos, sobre un total de 29 géneros y 31 especies registrados en Sudamérica y el Caribe, todos extintos, más dos especies extintas correspondientes a dos géneros aún vivientes. El resto de los géneros fósiles se halla mayormente en Colombia (11 hasta el momento), donde ya se verifican patrones morfológicos más modernos y precursores de la anatomía y adaptaciones de los clados vivientes.

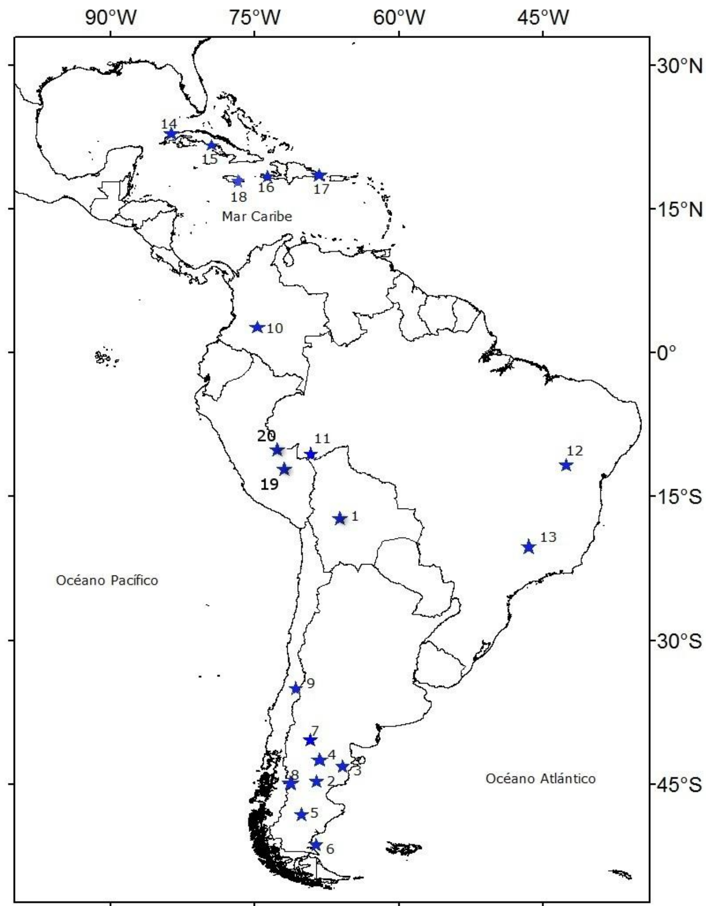


Figura 6: Mapa de distribución geográfica de los platirrinos fósiles. 1: Salla, Bolivia (*Branisella*, *Szalatavus*); 2: Gran Barranca, Chubut, Argentina (*Mazzonicebus*); 3: Gaiman, Chubut, Argentina (*Dolichocebus*); 4: Pampa de Sacanana, Chubut, Argentina (*Tremacebus*); 5: Formación Pinturas (*Soriacebus*, *Carlocebus*, *gen. et sp. nov.*; 6: Yacimientos costeros de la Formación Santa Cruz (Killik Aike Norte, Monte Observación, Estancia La Costa; *Killikaike*, *Homunculus*), Santa Cruz, Argentina; 7: Cañadón del Tordillo, Neuquén, Argentina (*Proteropithecia*); 8: Alto Río Cisnes, Chile; 9: Formación Abanico, Chile (*Cebupithecia*); 10: La Venta, Colombia (*Cebupithecia*, *Stirtonia*, *Neosaimiri*, *Laventiana*, *Nuciruptor*, *Miocallicebus*, *Micodon*, *Lagonimico*, *Mohanamico*, *Patasola*, *Aotus dindensis*); 11: Río Acre, Brasil (*Acrecebus*, *Solimoea*); 12: Toca de Boa Vista, Bahía, Brasil (*Protopithecus*, *Caipora*, *Alouatta mauroi*); 13: Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil; 14: Pinar del Río, Cuba; 15: Domo de Zaza, Cuba; 16: Trouing Jérémie, Haití (*Insulacebus toussaintiana*); 17: Cueva de Berna y Parque Nacional Padre Nuestro, República Dominicana (*Antillothrix*); 18: Long Mile Cave y Jackson's Bay Caves, Jamaica (*Xenothrix*); 19: Atalaya, Cuzco, Perú; 20: Santa Rosa, Perú (*Perupithecus*).

a. El registro fósil de los platirrinos

i. Perú

Nuevos y sorpresivos descubrimientos en la fauna local de Santa Rosa, oriente de Perú, dan cuenta de los más antiguos primates sudamericanos registrados hasta el momento, con una edad que sugiere ser del Eoceno tardío (Bond et al., 2015), mucho más antiguo que lo que anteriormente se pensaba. El material consta de un molar superior completo, el nuevo género *Perupithecus* (Figura 7A), así como dos molares superiores incompletos pertenecientes a otro taxón, y un molar inferior aislado. Pese a lo fragmentario del registro, los molares exhiben una morfología primitiva con algunos caracteres que recuerdan a los actuales calitriquinos, incluyendo el pequeño tamaño comparable a *Callimico*. Pero lo destacable de este registro es que la morfología de *Perupithecus* se asemeja notablemente al extinto *Talahpithecus* (Figura 7B), del Eoceno tardío de Libia (Jaeger et al., 2010). En consecuencia, estos hallazgos no sólo expanden el rango temporal en que existieron los primates del Nuevo Mundo al menos unos 10 millones de años, sino que además refuerzan la hipótesis de un origen africano, algo que muchos investigadores venían sosteniendo aunque sin pruebas contundentes. El análisis filogenético realizado en Bond et al. (2015) ubicó a *Perupithecus* y *Talahpithecus* como taxones hermanos, basal y divergente de los platirrinos.

ii. Bolivia

En la localidad de Salla, Bolivia, se registraron los únicos platirrinos del Oligoceno sudamericano, que fueron datados en unos 26 Ma (Oligoceno tardío, Edad-Mamífero Deseadense) (Kay *et al.*, 1998); se trata de los géneros *Branisella* y *Szalatavus* (Hoffstetter, 1969; Rosenberger *et al.*, 1991a; Takai *et al.*, 2000). Pese a que son restos bien conocidos por piezas dentarias y mandibulares, no se registran otras partes esqueletarias, y sus relaciones son aún escasamente comprendidas, a excepción de ciertos caracteres que los acercan a los pequeños Callitrichinae. Considerando su situación geográfica, cabe esperar que hayan tenido un importante papel en la radiación antigua de los platirrinos y su eventual relación con la antigua radiación de primates del Eoceno de Perú [constituyen parte del grupo stem Platyrrhini según Bond et al. (2015)], pero su aislamiento geográfico y temporal respecto de los primates patagónicos, además de sus sustanciales diferencias morfológicas, no permiten hoy establecer vínculos con los últimos, y mucho menos con los posteriores registros del Mioceno medio de Colombia (ver más abajo).

iii. SUDAMÉRICA AUSTRAL: PATAGONIA ARGENTINA Y CHILE CENTRAL

La Patagonia argentina ha ofrecido interesantes restos fósiles de primates desde los tiempos de los hermanos Ameghino, con la descripción del más antiguo registrado en Argentina, *Homunculus patagonicus* (Ameghino, 1891) (Figura 8B, D). Hoy en día sabemos que *Homunculus* es uno de los primates fósiles mejor representados, y entre lo recuperado se cuentan materiales craneales, dentarios y postcraneales que contribuyen a esclarecer sus probables relaciones con los actuales géneros *Callicebus* y *Aotus* (Tejedor, 2000; Tejedor y Rosenberger, 2008). Fueron recolectados en la región sudoriental de la Provincia de Santa Cruz, en sedimentos datados en unos 16,5 Ma (Mioceno inferior-tardío; Fleagle *et al.*, 1995; Tejedor *et al.*, 2006). Estas semejanzas morfológicas con *Aotus* y *Callicebus* permiten respaldar las posibles relaciones filogenéticas dentro de los Pitheciidae.

No obstante ser históricamente el registro más antiguo, *Homunculus* no es el primate patagónico de mayor antigüedad conocido hasta el momento. Es en la Provincia de Chubut donde hallamos tres géneros que datan de aproximadamente 20 Ma (Mioceno inferior). *Tremacebus harringtoni* (Rusconi, 1935; Hershkovitz, 1974), procedente del centro-norte de Chubut, es un cráneo sin mandíbula presentando ciertas afinidades con el actual *Aotus* (Fleagle & Rosenberger, 1983). Las órbitas algo más grandes sugieren primitivas adaptaciones a la nocturnalidad, al menos en sus etapas iniciales, aunque es difícil establecerlo con certeza.

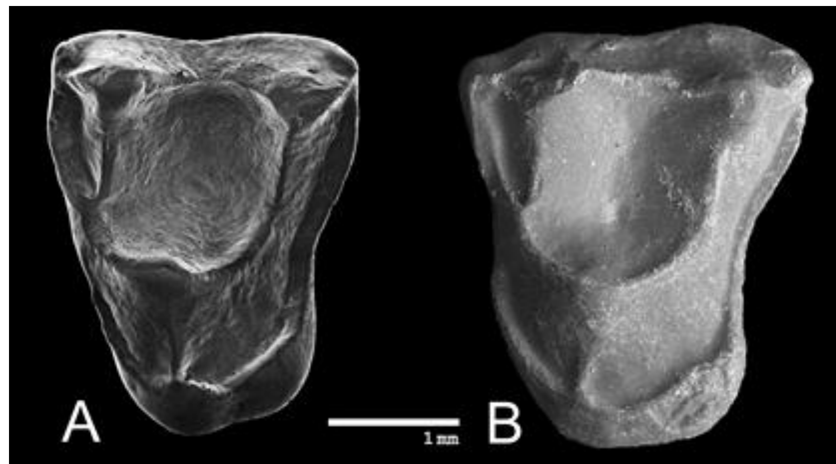


Figura 7: Comparación entre A) *Perupithecus*, el más antiguo registro de primates sudamericanos, y B) *Talahpithecus*, del Eoceno tardío de Libia (modificado de Bond et al., 2015)



Figura 8: Comparación entre el holotipo de *Killikaike blakei* y un cráneo parcial de la colección Ameghino atribuido a *Homunculus patagonicus*.

Dolichocebus gaimanensis fue registrado también en Chubut, en las proximidades de Gaiman (Bordas, 1942; Kraglievich, 1951), y consiste en un cráneo sin mandíbula y algo deformado, sumando restos dentarios y mandibulares aislados que fueron atribuidos al mismo género (Kay *et al.*, 2008). *Dolichocebus* fue vinculado con el actual mono ardilla, *Saimiri* (Rosenberger, 1979; Fleagle y Rosenberger, 1983; Tejedor, 2000) y, por ende, integrante de los Cebinae, debido a la dolicocefalia verificada en su cráneo (algo discutido por Kay *et al.*, 2008), así como la forma de sus órbitas elongadas verticalmente y la estrechez del espacio interorbitario, caracteres muy evidentes en *Saimiri*. Por características de los dientes aislados, hace más de dos décadas se propusieron posibles afinidades con *Saimiri* o calitriquinos (Fleagle y Kay, 1989), pero recientemente los mismos autores lo situaron como grupo *stem* de los platirrinos (Kay *et al.*, 2008). Existen similitudes importantes entre los

molares superiores de *Dolichocebus* y *Killikaike*, otro posible cebino (ver más abajo), en tanto los molares inferiores de *Dolichocebus* tienen semejanzas indiscutibles con los de *Laventiana* y *Neosaimiri*, dos cebinos de La Venta, Colombia (ver abajo), demostrando de este modo una amplia radiación de la subfamilia.

Continuando con los registros más antiguos de Patagonia, en la localidad de Gran Barranca hallamos a *Mazzonicebus almendrae* (Kay, 2010). *Mazzonicebus* ha sido vinculado por su autor con el más moderno *Soriacebus* (de la Formación Pinturas, en la Provincia de Santa Cruz, datada en alrededor de 17 Ma; Mioceno inferior; Fleagle *et al.*, 1995), aunque como parte de ese gran grupo *stem* de primates patagónicos que, según el autor, nada habrían tenido que ver con la posterior radiación de los anatómicamente más modernos primates del Mioceno medio de Colombia. *Mazzonicebus* se caracteriza por poseer incisivos procumbentes y comprimidos lateralmente, por los premolares anteriores grandes y los molares inferiores relativamente cuadrangulares, y por los molares superiores con un reducido hipocono. Estos caracteres, casi en su totalidad, se asemejan a aquellos que presenta *Soriacebus*, a excepción de los molares inferiores, ya que el motivo de la controversia generada por *Soriacebus* (Fleagle *et al.*, 1987; Fleagle, 1990) se centró en torno a los molares inferiores elongados que no son coincidentes con las tendencias de los pitecinos más modernos. Si no se consideraran estos últimos caracteres, *Soriacebus* sería, del mismo modo que *Mazzonicebus*, un primitivo Pitheciinae (Tejedor, 2005) con las adaptaciones dentarias y mandibulares que anuncian a los extintos *Cebupithecia* y *Nuciruptor*, del Mioceno medio de Colombia, y a los actuales *Pithecia*, *Chiropotes* y *Cacajao.* La explicación más probable señala que los pitecinos se caracterizan por un poderoso aparato masticatorio de molares cuadrangulares y escaso relieve oclusal, y especialmente por un complejo dentario anterior formado por incisivos procumbentes y estrechos, grandes caninos proyectados y grandes premolares anteriores, caracteres todos que derivan de su dieta a base de frutos duros y semillas, siendo los frugívoros más especializados entre los platirrinos.

También en la Formación Pinturas se registró *Carlocebus*, con dos especies, *C. carmenensis* y *C. intermedius* (Fleagle, 1990). *Carlocebus* se asemeja a *Homunculus* en sus características dentarias, aunque podría diferenciarse por su mayor tamaño y sus molares con cúspides redondeadas y crestas menos marcadas que en *Homunculus*. En términos generales, ambos podrían incluirse en un mismo clado monofilético, conjuntamente con *Callicebus*.

El primate fósil más austral descubierto hasta el momento es *Killikaike blakei*, al sudeste de la Provincia de Santa Cruz (Tejedor *et al.*, 2006). Consiste en un cráneo parcial de excelente

preservación, que consta del rostro completo y el frontal, incluyendo el molde endocraneano del cerebro anterior, así como la dentición superior bastante completa y bien conservada; adicionalmente, se halló un fragmento de maxilar con tres molares superiores. El rostro de *Killikaike* muestra semejanzas con los cebinos, especialmente *Saimiri*, por la morfología de las órbitas que, del mismo modo que ocurre en *Dolichocebus*, son elongadas verticalmente y su tabique interorbitario es estrecho. El molde endocraneano anterior de *Killikaike* se ha preservado intacto, con un hueso frontal elevado, lo cual nos ha permitido estimar el volumen del cerebro anterior, que se correlaciona perfectamente con el tamaño total del cerebro. El cerebro de *Killikaike* registra una capacidad de los lóbulos frontales que lo acerca al promedio del actual *Saimiri*.

Esto tiene implicancias evolutivas relevantes, ya que *Killikaike*, con unos 16,5 Ma de antigüedad, se posiciona como el primate que más antiguamente ha tenido un incremento dramático del tamaño del cerebro, inclusive varios millones de años antes que nuestros ancestros homininos.

En relación a estas características particulares, *Killikaike* se diferencia claramente de *Homunculus*, que también fue registrado en las cercanas zonas costeras de la Provincia de Santa Cruz, y que ciertos autores intentan sinonimizar a *Killikaike* genérica o específicamente (ver Kay et al., 2008 y subsiguientes). No obstante, las diferencias morfológicas se verifican acentuadamente en los especímenes de la Figura 8, consistentes en el holotipo de *Killikaike* y el cráneo parcial de *Homunculus* de la colección Ameghino del Museo Argentino de Ciencias Naturales, este último no considerado en los estudios de Kay y colaboradores.

Proteropithecia neuquenensis completa el registro de pitecinos en la Patagonia, con escasos restos dentarios y un astrágalo recolectados en Cañadón del Tordillo, Provincia de Neuquén, con una edad absoluta de 15,7 Ma (Kay *et al.*, 1998). Los incisivos de este primate muestran las características típicas de *Soriacebus* o *Mazzonicebus*, elongados y estiliformes, aunque sus molares poseen rasgos más avanzados en dirección a los pitecinos actuales, con coronas bajas y relieve oclusal no tan marcado.

Como parte de esta radiación austral, se destaca el hallazgo de *Chilecebus carrascoensis* en sedimentos del Mioceno inferior de Chile central (Flynn *et al.*, 1995), demostrando que la cordillera de los Andes no significó una barrera para la dispersión de los primates durante el Mioceno inferior. *Chilecebus* está datado en unos 20 Ma, equivalente a los registros de Chubut, en Argentina. La morfología de *Chilecebus* es inusual, y el género consiste en un cráneo sin mandíbula con la totalidad de los dientes superiores. El tamaño del cráneo es muy pequeño, aunque los molares son

proporcionalmente enormes e incluso el paladar es reducido. Ese tamaño proporcional es inusual y no visto en ningún platirrino actual o extinto. Los molares superiores tienen una morfología también peculiar, aunque conservan caracteres primitivos como la presencia de cíngulos lingual y labial en los molares superiores. Los premolares superiores son elongados transversalmente con un ancho equiparable al M1, situación que los relacionaría con los cebinos, únicos entre los platirrinos que desarrollaron esa estructura para los premolares superiores.

iv. LOS PLATIRRINOS ANATÓMICAMENTE MODERNOS

En el norte del Neotrópico encontramos la fauna de mamíferos de La Venta, Colombia, hasta el momento con la mayor diversidad de primates fósiles en el registro sudamericano. Estos sedimentos datan del Mioceno medio, entre aproximadamente 11,6 y 13,5 Ma (Flynn *et al.*, 1997), y sus primates podrían anunciar la morfología de varios de los clados actuales. Algunos de los primeros primates registrados en Colombia son los más relacionados a los actuales, como *Neosaimiri fieldsi*, *Stirtonia tatacoensis* y *S. victoriae,* y *Cebupithecia sarmientoi*, vinculados a los linajes de los actuales *Saimiri*, *Alouatta* y Pitheciinae, respectivamente (Stirton, 1951; Hershkovitz, 1970; Kay *et al.*, 1987; Takai, 1994). También fue descripto *Laventiana annectens*, taxón vinculado cercanamente a *Neosaimiri* (Rosenberger *et al.*, 1991b). En suma, los cebinos están representados indudablemente en La Venta con una morfología dentaria y mandibular casi indistinguible de *Saimiri*.

Respecto a *Stirtonia*, con sus dos especies, *S. tatacoensis* (Stirton, 1951; Hershkovitz, 1970) y *S. victoriae* (Kay *et al.*, 1987), es tan cercano al actual *Alouatta* que a nivel genérico podría tratarse de sinónimos (Rosenberger, com. pers.; ver también Szalay y Delson, 1979).

Cebupithecia sarmientoi es un incuestionable pitecino cercanamente relacionado al actual *Pithecia*, tanto que presenta las mismas adaptaciones dentarias con algunos rasgos más primitivos en los molares, aunque ya preludiando la estructura relativamente plana de sus coronas, con un bajo relieve oclusal que se acentúa en los actuales pitecinos. La dentición anterior demuestra las fuertes afinidades entre *Cebupithecia* y pitecinos, con incisivos procumbentes y caninos grandes y proyectados. Otro pitecino reconocido para La Venta es *Nuciruptor rubricae* (Meldrum & Kay, 1997), con adaptaciones similares a *Cebupithecia*, representado por una mandíbula con la presencia de incisivos procumbentes, comprimidos, aunque los caninos inferiores son más pequeños de lo esperado.

En tiempos más recientes, se halló en La Venta una especie relacionada al linaje del actual género *Callicebus*, *Miocallicebus villaviejai*, pobremente representada pero con una morfología que la asemeja a *Callicebus*, aunque su tamaño es mayor (Takai *et al.*, 2001).

Algunos taxones de La Venta poseen relaciones más inciertas; tal es el caso de *Lagonimico conclucatus*, un cráneo aplastado que conserva la mandíbula e incluye importante información de la anatomía craneal y dentaria, y que fuera descripto originalmente como un calitriquino gigante (Kay, 1994). Posteriormente, Rosenberger (2002) lo vinculó a los pitecinos en razón de su morfología mandibular. Los caracteres de *Lagonimico*, ya que sería lógico vincularlo con los calitriquinos dado que presenta molares superiores triangulares con un muy reducido M3. Más inquietante aún es la morfología de los premolares superiores, de forma "arriñonada", es decir, con sus lados mesial y distal cóncavos, del mismo modo que ocurre en los Callitrichinae. La mandíbula de *Lagonimico* escapa al patrón calitriquino por presentar un cuerpo profundo posteriormente y una rama ascendente alta y estrecha ántero-posteriormente, caracteres que Rosenberger (2002) relacionó coherentemente con los pitecinos. No existen en La Venta otros primates que puedan arrojar luz sobre este intrincado problema.

Mohanamico hershkovitzi (Luchterhand *et al.*, 1986) fue durante mucho tiempo motivo de debate, ya que luego de la descripción de *Aotus dindensis* (Setoguchi y Rosenberger, 1987), se originaron polémicas en torno a su posible sinonimia (ver Meldrum y Kay, 1997). Se argumentó que *Mohanamico* y *Aotus dindensis* procedían del mismo sitio y nivel estratigráfico, y que poseen similar tamaño y morfología (Meldrum y Kay, 1997), pero nuevos especímenes asignados a *A. dindensis* (Takai *et al.*, 2009) refuerzan la identidad de ese taxón. Una revisión del material de ambas especies permite observar diferencias sustanciales, ya que los premolares y molares de *A. dindensis* difieren de *Mohanamico* en su mayor talónido proporcionalmente al tamaño del trigónido. *Mohanamico* presenta una estructura que podría asimilarse a los calitriquinos (ver también Rosenberger *et al.*, 1990; Meldrum y Kay, 1997) por el desarrollo del trigónido y la mayor elongación de los molares, en oposición a *A. dindensis*, además de poseer trigónido y talónido de similar altura. Estos caracteres recuerdan a ciertos calitriquinos con mayor probabilidad, pero de ningún modo son similares en los de *A. dindensis*.

Entre otros posibles calitriquinos se encuentra *Patasola magdalenae*, que inicialmente se describió como una forma intermedia entre los Callitrichinae y *Saimiri* (Kay y Meldrum, 1997), y en verdad comparte ciertos caracteres con ambos, o al menos se incluye entre los Cebidae. Es posible que esta frecuencia de caracteres compatibles con un patrón calitriquino se deba a una amplia

radiación previa del grupo, que hasta hoy es prácticamente desconocido para toda América del Sur. Entre los muy escasos restos de Callitrichinae recuperados se encuentra *Micodon kiotensis*, de muy pequeño tamaño, aunque se conoce limitada información a partir de un molar superior aislado, un incisivo y un premolar inferior (Setoguchi y Rosenberger, 1985); este pobre registro impide esbozar afinidades más precisas.

b. El Caribe y el Cenozoico tardío de América del Sur

Ha sido tan diversa y variada la evolución de los platirrinos, que encontramos registros fósiles en las Antillas Mayores (Cuba, Jamaica, Haití y República Dominicana), donde hoy no habitan primates nativos neotropicales, además de tratarse de regiones insulares separadas del continente hace millones de años (ver más abajo). Es probable que la gran antigüedad de divergencia sea responsable de la morfología inusual que exhiben los platirrinos del Caribe. *Xenothrix macgregori* fue descubierto en sedimentos del Pleistoceno de Jamaica (Williams y Koopman, 1952; Rosenberger, 1977; MacPhee y Horovitz, 2004), contándose varios especímenes dentarios, mandibulares y maxilares con una inusual dentición, y ha sido relacionado principalmente con los pitécidos como *Aotus* (Rosenberger, 2002) y *Callicebus* (MacPhee y Horovitz, 2004), aunque dada su particular morfología dentaria -única entre los platirrinos- las afinidades son aún más inciertas. *Antillothrix bernensis* fue originalmente descrito para el Holoceno de la República Dominicana (Rímoli, 1977; MacPhee *et al.*, 1995). Se suman a este taxón, los recientes descubrimientos de dos cráneos y material postcraneal (Kay *et al.*, 2011; Rosenberger *et al.*, 2011) con algunas similitudes fenéticas con los cebinos, aunque algunas características particulares los alejan de ese grupo. En Haití se ha descripto un género y especie nuevos que incrementan la distinción de esta radiación caribeña; se trata de *Insulacebus toussaintiana*, del Cuaternario tardío y con ciertas características dentarias primitivas que recuerdan a algunos primates patagónicos (Cooke *et al.*, 2011). Los autores sugieren una relación entre *Insulacebus* y *Xenothrix*, y que quizás la hipótesis de relaciones filogenéticas con *Callicebus* sean factibles, como lo señalaran MacPhee y Horovitz (2004), además de una eventual radiación interantillana. Finalmente, en Cuba se registraron dos especies de *Paralouatta*, *P. varonai*, posiblemente del Pleistoceno temprano (Rivero y Arredondo, 1991; Horovitz y MacPhee, 1999), y *P. marianae*, representado por un astrágalo procedente de sedimentos del Mioceno temprano (MacPhee *et al.,* 2003), es el primate más antiguo registrado para las islas del Caribe. *Paralouatta varonai* consiste en un cráneo algo deteriorado, con dientes gastados, pero muy informativo, además de restos

mandibulares y dentarios aislados, y fue relacionado originalmente con *Alouatta* (Rivero y Arredondo, 1991), aunque Horovitz y MacPhee (1999) lo integran conjuntamente con *Antillothrix*, *Callicebus* y *Xenothrix* en un clado interantillano, a su vez vinculado con los pitécidos continentales a través de la relación con *Callicebus*. Recientemente, se mencionaron varias características que refuerzan la hipótesis de relación filogenética entre *P. varonai* y los alouattinos, siendo la morfología craneal la más clara evidencia (Cook *et al.*, 2007; Rosenberger *et al.*, en prensa).

Continuando con los registros de primates sudamericanos en regiones de importancia biogeográfica, hallamos unos escasos restos aislados en la región del Río Acre, en el oeste amazónico, que no obstante aportan información en un lapso temporal donde no contamos con ningún registro fósil dentro de Sudamérica o el Caribe. De la Formación Solimões (Mioceno tardío) proceden al menos tres especies de primates de las cuales sólo se conservan dientes aislados. Se reportó un molar inferior aislado asignable a *Stirtonia*, y por ende considerado un alouatino que persistiría desde el Mioceno medio de Colombia hasta el final de esa época en Acre, un molar inferior adicional más dos premolares superiores de la nueva especie *Solimoea acrensis*, vinculado a los atelinos, y un molar superior que se asigna al nuevo género *Acrecebus fraileyi*, con claras similitudes con el actual *Cebus*, aunque de un tamaño notablemente mayor (Kay y Cozzuol, 2006, y referencias allí citadas). Como se desprende de la escasez de estos especímenes, no es posible especular cómo ha sido la radiación de los platirrinos para estos momentos, aunque se distingue claramente que los alouatinos estuvieron presentes desde el Mioceno medio, continuando al Mioceno tardío con ciertos caracteres conservadores y que son asignables a *Stirtonia*.

En tanto, *Acrecebus* se convierte en la única evidencia clara del linaje de *Cebus* antes del Holoceno. Es un molar superior que posee todas las características destacadas en *Cebus*.

También en Brasil, pero hacia las regiones orientales en los estados de Bahía y Minas Gerais, encontramos las especies extintas del Pleistoceno *Protopithecus brasiliensis* (Lund, 1840; Hartwig y Cartelle, 1996) y *Caipora bambuiorum* (Cartelle y Hartwig, 1996), representadas por cráneos y numerosos elementos postcraneales que las relacionan indudablemente a los atélidos, siendo *Protopithecus* probablemente un alouatino y *Caipora* un atelino con claros vínculos con el actual *Ateles*. No obstante, los restos de *Protopithecus* procedentes del estado de Bahía, han sido recientemente reasignados al nuevo género *Cartelles* (Halenar y Rosenberger, 2013), y genera ciertas dudas por las particularidades de su anatomía craneal, que lo acercan a *Alouatta* aunque con caracteres también presentes en *Lagothrix*, mientras que su postcráneo exhibe caracteres más

adaptados a la braquiación, contrario a la marcha cuadrúpeda y arborícola estricta que posee el actual *Alouatta*.

Una especie extinta del actual mono aullador, género *Alouatta*, fue también descripta para el Pleistoceno de Bahía, en Brasil. Se trata de *Alouatta mauroi*, que guarda unas proporciones dentarias inusuales no encontradas en las especies vivientes del género (Tejedor *et al.*, 2008).

7. TRAZANDO LA HISTORIA EVOLUTIVA DE LOS PLATIRRINOS

A consecuencia de las distancias temporales y geográficas de los yacimientos con presencia de platirrinos fósiles, y sumado a la escasez del registro, no existe un conocimiento integrado en torno a sus relaciones filogenéticas y a la radiación del grupo. Se ha sostenido que la principal diversificación del grupo se produjo en la cuenca amazónica, y con los nuevos registros más antiguos de Perú, la hipótesis es factible. Estudiar la radiación de los platirrinos desde las periferias amazónicas es altamente valioso, y además contamos con registros de faunas de mamíferos cenozoicos extintos a ambos lados de toda la cordillera de los Andes y de la estepa patagónica, que esclarecen su paleoecología.

La manera en que los linajes patagónicos -los más australes del mundo- pudieron integrarse con los grupos del norte es aún incierta. Esto se debe principalmente a la falta de registro paleontológico de primates que conecten localidades entre Patagonia y La Venta (Colombia), o al menos el área de Río Acre. En estos momentos, contamos únicamente con el registro de *Chilecebus* como representante más septentrional de la radiación austral, al otro lado de la cordillera de los Andes y a menores latitudes que en Patagonia, lo cual puede significar un nexo para la hipótesis de la probable existencia de un corredor, aquí denominado Corredor Paleobiogeográfico Occidental Sudamericano (CPOS) (Tejedor, 2013; Tejedor y Muñoz-Saba, 2013). La cordillera no representó una barrera importante en la dispersión de los platirrinos hacia y desde el oeste de dicha cadena montañosa, ya que *Chilecebus*, con unos 20 Ma de antigüedad, fue relativamente contemporáneo con los más antiguos primates patagónicos. Más aún si consideramos regiones más australes de Patagonia, donde también se verificó la presencia de un primate fósil en tierras chilenas (Tejedor, 2003). Se propone entonces que los ambientes occidentales de América del Sur pudieron propiciar una vía de dispersión para los primates platirrinos, o también pudo tratarse de una retracción hacia el norte luego del cambio paleoambiental de Patagonia debido a la tectónica andina a mediados del Mioceno; la fuerte elevación de la cordillera produjo el cambio climático-ambiental patagónico que

habría originado la desaparición de los primates en esa región. Son diversas las faunas de mamíferos registradas para el Mioceno a lo largo de esta faja occidental de Argentina, Chile, Bolivia, Perú, Ecuador y Colombia, y las oportunidades paleoecológicas para los platirrinos debieron haber sido importantes y continuas a ambos lados de la ascendente cordillera de los Andes.

8. LA APARICIÓN DE LOS HOMININOS EN EL REGISTRO FÓSIL

Conjuntamente con la amplia radiación de los cercopitecoideos en distintas regiones de África y Eurasia, durante el Plioceno africano se diversificaron los homininos. En este punto cabe destacar la clasificación que actualmente se utiliza para referirse a nuestros ancestros, ya que el término "homínidos", que antiguamente se utilizaba, hoy engloba también a otros géneros no bípedos. De esta manera, los ancestros directos de nuestro linaje dentro de la familia Hominidae, así como las formas estrechamente vinculadas que demostraron marcha bípeda, se reúnen en la Tribu Hominini, vulgarmente conocidos como homininos.

Entre las grandes controversias a través de décadas en la investigación paleoantropológica, surgen las evidencias de los más antiguos representantes del linaje que condujo a los humanos. Las diversas hipótesis que se sucedieron han encontrado severos cuestionamientos que proceden, especialmente, del registro fósil. Durante las últimas cuatro décadas han visto la luz numerosos hallazgos de especímenes fósiles que delatan historias evolutivas complejas y, lejos de arribar a consensos generalizados, el incremento del registro acumuló extraordinarias evidencias que tienden a clarificar apenas algunos aspectos en torno al origen de los primeros homininos.

En la búsqueda de características que hicieron a los más antiguos ancestros humanos, podemos contar algunas que tradicionalmente se consideraron, tales como el aumento del volumen cerebral y la reducción del dimorfismo sexual. No obstante, los más antiguos homininos registrados aún conservan un volumen cerebral que no difiere notoriamente de los actuales homínidos como el gorila o chimpancé. Lo mismo ocurre con el dimorfismo sexual, ya que los homininos que entonces caminaban erguidos aún poseían un fuerte dimorfismo en el tamaño corporal entre machos y hembras, tales como los australopitecos robustos.

Durante el Mioceno (período que abarca desde los 23 a los 5,5 Ma), proliferaron en África primero, y luego dispersándose a Asia y Europa, numerosas especies de hominoideos de primitivas características morfológicas, entre los que se hallarían los ancestros de los actuales gorila, chimpancé

y orangután, así como de los gibones y siamangs, y por otro lado los posibles ancestros de los homininos. Las adaptaciones fueron muy diversas y podríamos decir que, a partir del Mioceno medio, alrededor de los 17 millones de años, encontramos ya formas avanzadas y con características morfológicas comparables a los homínidos en sentido amplio (Fleagle, 2013). Por mencionar algunos, *Afropithecus*, procedente de sedimentos del norte de Kenya, se destaca por ser uno de los géneros más completos de simios del Mioceno, consistente en un rostro completo con mandíbula asociada, demostrando fuertes similitudes fenotípicas con el gorila actual, aunque con caracteres dentarios que lo vinculan a una dieta de alimentos duros que requería de sus grandes molares con esmalte espeso, contrariamente a la alimentación estrictamente vegetariana de los gorilas. Otro género, *Kenyapithecus*, ostentó durante un tiempo el rol de posible ancestro del linaje humano, especialmente antes de los años '80, y esto se debió a sus dientes de coronas bajas con espeso esmalte dentario, reducidos dientes anteriores y tamaño de caninos, y el aparente acortamiento del rostro. No obstante, como es sabido de acuerdo a los abundantes registros posteriores, el espesor del esmalte dentario denotando coronas con cúspides redondeadas y bajas, fue una característica muy expandida entre los simios miocenos. Faltan aún evidencias para relacionar varias de las especies más representativas tales como los mencionados, y así también otros taxones de Kenya como *Equatorius*, *Turkanapithecus*, o el caso aislado de *Otavipithecus*, de Namibia, único simio fósil de esa antigüedad hallado fuera de África oriental. Estas formas poseen características que aún hoy resultan controversiales.

Cabe destacar que estos taxones probablemente fueron parcialmente terrestres, al menos al modo de los gorilas o chimpancés de hoy. Adicionalmente, los paleoambientes de estos depósitos indican ecosistemas de bosques abiertos, con lo cual el desplazamiento terrestre, sobre todo para ciertas especies de mayor porte, debió representar un tipo de locomoción habitual.

Hasta aquí todos los registros de simios procedían de África, y es de destacar que el continente africano permaneció separado de Europa y Asia por medio del mar de Tethys, del cual el Mediterráneo hoy es un relicto. El mar de Tethys, incluso, separaba la Península Arábiga unida a África respecto al resto de Asia. De modo que los simios se dispersaron hacia Eurasia con posterioridad al Mioceno medio. No obstante, del registro de hominoideos ampliamente distribuidos por África y Eurasia, hallamos que los más antiguos y primitivos homininos proceden de África, lo cual conduce a pensar en un origen africano.

Conjuntamente con la amplia radiación de los cercopitecoideos en distintas regiones de África y Eurasia, durante el Plioceno africano se diversificaron los homininos, verificado a partir del registro de *Sahelanthropus* (Figura 9), datado en unos 6 a 7 millones de años. *Sahelanthropus* es considerado como el más antiguo registro de un representante de nuestro linaje. Fue hallado en Chad, y consiste en un cráneo algo deformado aunque bastante completo adicionándose otros restos fragmentarios (Brunet et al., 2002). Este hallazgo renovó las expectativas de descubrir representantes tempranos de homininos en otras áreas, pese a que los mayores esfuerzos se concentraron siempre en el este de África, sobre las regiones afectadas por la tectónica del valle del Rift. Pese al mosaico de características primitivas y avanzadas, *Sahelanthropus* no sólo se consideró el más antiguo miembro del linaje hominino, sino que también extiende el tiempo de divergencia entre homininos y chimpancés más antiguamente en el Mioceno tardío, algo que ciertos estudios moleculares corroborarían posteriormente (Wilkinson et al., 2011).

El género *Orrorin* procede de una de las zonas que ha sido prometedoras para el hallazgo de antiguos homininos, las montañas Tugen, en el centro de Kenia, datado en unos 6 Ma, o Mioceno tardío (Senut et al., 2001). Más allá de pertenecer a un intervalo temporal sumamente importante para el registro de antiguos homininos, este género está pobremente representado por restos dentarios, mandibulares y maxilares, y postcráneo parcial pertenecientes a unos cinco individuos, aunque el dato interesante del registro es que precede por aproximadamente 1,5 Ma al género *Ardipithecus* (ver abajo). El resto de un fémur proximal sugiere una marcha bípeda, debido especialmente a su similitud con los posteriores *Australopithecus* (Richmond & Jungers, 2008). Los molares son relativamente pequeños y de esmalte espeso, contrario a lo esperable para los simios africanos y acorde a lo esperado para el linaje de los homininos. No obstante, el canino superior proyectado demuestra una muesca anterior que es típica de los simios, por lo cual aún se evidencian características claramente primitivas y diferentes de las que evidencia *Sahelanthropus* y los homininos posteriores.



Figura 9: Holotipo de *Sahelanthropus tchadensis*, el más antiguo registro de homininos (modificado de Brunet et al., 2002).

Ya en sedimentos algo más modernos, aparecen en Etiopía los restos de dos especies del género *Ardipithecus*: *A. kadabba* (Mioceno tardío, entre 5,2-5,8 Ma) y *A. ramidus* (4,4 Ma). *A. kadabba* (Haile-Selassie, 2001; Haile-Selassie et al., 2012) presenta características primitivas en su dentición, como el canino superior conformando una faceta de desgaste con el premolar inferior, a la manera de los simios, así como un hueso del pie con caracteres ambiguos, ya que es algo curvo como en simios, pero su base se asemeja más a los homininos (Fleagle, 2013). En tanto, *A. ramidus* es bien conocido por más de 100 especímenes representando a más de 30 individuos diferentes (White et al., 1994; White et al., 2009) y, a diferencia de *A. kadabba*, no presenta la faceta de oclusión entre el canino superior y el premolar anterior inferior, lo cual indicaría una clara afinidad con los posteriores homininos. El pie de A. ramidus posee un dedo pulgar divergente, como ocurre en los simios, en tanto la pelvis tiene una combinación de características, dado que la parte superior es amplia y similar a los homininos, en tanto la parte inferior es estrecha como en los simios. Lo mismo ocurre con los miembros, ya que las piernas son cortas en proporción a los brazos, caracteres presentes en los simios, aunque los huesos de los miembros se muestran robustos y cortos, a diferencia de los simios y homininos, conviertiéndolos en características peculiares del género. De este modo, y pese a que los rasgos simiescos de ambas especies de Ardipithecus podrían tratarse de primitivas retenciones, se han cuestionado las posibles adaptaciones al bipedismo y su vinculación con el linaje de homininos (Sarmiento, 2010).

En este contexto de la evolución de los homininos, comienzan a vislumbrarse características morfológicas que anteceden a los más avanzados géneros Plio-Pleistocenos que originarán separadamente a los australopitecinos gráciles y robustos, y al linaje de *Homo*.

9. DISCUSIÓN

La historia evolutiva de los primates y sus formas afines, como los Plesiadapiformes, tuvieron lugar a lo largo de todo el Cenozoico, y podría atribuirse a la explosiva radiación de los mamíferos luego de la gran extinción masiva del Cretácico final, hace unos 65 millones de años. No obstante, es claro que la mayor diversificación ocurre bien entrado el Paleógeno, especialmente en momentos del óptimo climático del Eoceno inferior, con la gran proliferación de adapiformes y omomyiformes, previos al origen del clado de los Anthropoidea. Una vez diferenciados estos últimos, surge la controversia acerca de su probable origen, aunque los vínculos con las formas del Eoceno inferior sean aún difíciles de establecer, sumado al hecho de que dos de los más antiguos euprimates, *Altiatlasius* y *Altanius*, del Paleoceno tardío y Eoceno inferior, respectivamente, demuestran afinidades inciertas.

Pero las controversias continúan en la divergencia de los Anthropoidea, ya que el origen de los monos del Nuevo y Viejo Mundo, Platyrrhini y Catarrhini, está lejos de ser develado. Más aún considerando los recientes hallazdos sudamericanos del Eoceno de Perú, probablemente tardío, y sus estrechas relaciones con formas norteafricanas. De este modo, la divergencia de los catarrinos parecería ser posterior a partir de un tronco ancestral también norteafricano.

En tiempos posteriores aparecen formas primitivas que pueden relacionarse a hominoideos y cercopitecoideos, pero nuevamente la diversidad durante el Cenozoico medio evade las respuestas más confiables acerca de las relaciones filogenéticas. Tal es también el caso de los homininos primitivos, nuestros ancestros africanos más lejanos conocidos, cuyas controversias en torno al origen permanecen abiertas.

Asistimos a un dramático incremento del registro fósil de primates particularmente desde la década de 1990, lo cual permitió aumentar notablemente el conocimiento y, visto desde una óptica positiva, aumentaron también los interrogantes. Como corolario de muchos trabajos paleontológicos, suele decirse que un incremento del registro fósil determinará la solución a numerosas cuestiones; no obstante, se abrirán nuevos debates que requerirán de renovados hallazgos futuros.

AGRADECIMIENTOS

Un agradecimiento especial a los editores del presente libro, Rolando González-José y Lorena Madrigal Díaz, por la aceptación de la propuesta de este capítulo.

El financiamiento de mis trabajos de investigación sobre el origen y evolución de los primates platirrinos procedió de diversas fuentes nacionales e internacionales: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET, Argentina), The L.S.B. Leakey Foundation (San Francisco, U.S.A.), The Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research (New York, U.S.A.), The New York Consortium in Evolutionary Primatology (NYCEP), Fondo Nacional para la Ciencia y la Tecnología (FONCyT, Argentina), Universidad Nacional de la Patagonia "San Juan Bosco".

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Ameghino F. 1891. Los monos fósiles del Eoceno de la República Argentina. Revista Argentina de Historia Natural (Buenos Aires) 1: 383-397.

Andrews P, Harrison T, Delson E, Bernor R, Martin L. 1996. Distribution and biochronology of European and Southwest Asian Miocene Catarrhines. En: Bernor R, Fahlbusch V, eds. Evolution of Neogene Continental Biotypes in Central Europe and the Eastern Mediterranean. New York: Columbia University Press.

Bajpai S, Kay RF, Williams BA, Das DP, Kapur VV, Tiwari BN. 2008. The oldest Asian record of Anthropoidea. Proc Natl Acad Sci USA 105: 11093–11098.

Beard KC. 2002. Basal anthropoids. En: Hartwig WC Ed. The Primate Fossil Record. Cambridge: Cambridge University Press. P.133-149.

Beard KC, Qi T, Dawson MR, Wang B, Li C. 1994. A diverse new primate fauna from middle Eocene fissure-fillings in southeastern China. Nature 368: 604-609.

Beard KC, Tong Y, Dawson MR, Wang J, Huang X. 1996. Earliest complete dentition of an anthropoid primate from the late middle Eocene of Shanxi Province, China. Science 272: 82-85.

Bond M, Tejedor MF, Campbell K, Chornogubsky L, Novo NM, Goin FJ. 2015. Eocene primates of South America and the African origin of New World Monkeys. Nature 520: 538-541. http:doi:10.1038/nature14120.

Bordas A. 1942. Anotaciones sobre un “Cebidae” fósil de Patagonia. Physis 19: 265-269.

Brunet M, Guy F, Pilbeam D, et al. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. Nature 418: 145–151.

Cartelle C, Hartwig WC. 1996. A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahía, Brazil. Proc Natl Acad Sci USA 93: 6405-6409.

Ciochon RL, Piperno DR, Thompson RR. 1990. Opal phytoliths found on the teeth of the extinct ape, *Gigantopithecus blacki*: implications for paleodietary studies. Proc Natl Acad Sci USA 87: 8120–8124.

Clemens WA. 2004. *Purgatorius* (Plesiadapiformes, Primates? Mammalia), a Paleocene immigrant into northeastern Montana: stratigraphic occurrences and incisor proportions. Bull Carnegie Mus Nat Hist 36: 3–13.

Cooke S, Rosenberger, AL, Turvey S. 2011. An extinct monkey from Haiti and the origins of Greater Antillean primates. Proc Natl Acad Sci USA 108: 2699-2704.

Chaimanee Y, Chavasseau O, Beard KC, et al. 2012. A new Middle Eocene primate from Myanmar and the initial anthropoid colonization of Africa. Proc Natl Acad Sci USA 109: 10293–10297.

Dagosto M. 2007. The postcranial morphotype of primates. En: Ravosa MJ, Dagosto M, eds. Primate Origins: Adaptations and Evolution. New York: Springer, p. 489–534.

Ducrocq S, Manthi FK, Lihoreau F. 2011. First record of a parapithecid primate from the Oligocene of Kenya. J Hum Evol 61: 327–331.

Fleagle JG. 1990. New fossil platyrrhines from the Pinturas Formation, Southern Argentina. J Hum

Evol 19: 61-85.

Fleagle JG. 2013. Primate Adaptation and Evolution. 3rd Edition. New York, Academic Press.

Fleagle JG, Rosenberger AL. 1983. Cranial morphology of the earliest anthropoids. En: Sakka, M. (ed.): Morphologie Evolutive, Morphogenese du Crane et Anthropogenese, Paris: CNRS, p. 141-153.

Fleagle JG, Kay RF. 1989. The dental morphology of *Dolichocebus gaimanensis*, a fossil monkey from Argentina. Am J of Phys Anthropol 78: 221.

Fleagle JG, Gilbert CC. 2006. Biogeography and the primate fossil record: the role of tectonics, climate, and chance. En: Lehman S, Fleagle JG, eds. Primate Biogeography. New York: Springer, p. 375–418.

Fleagle JG, Powers DW, Conroy GC, Watters JP. 1987. New fossil platyrrhines from Santa Cruz Province, Argentina. Folia Primatol 48: 65-77.

Fleagle JG, Bown TM, Swisher III CC, Buckley G. 1995. Age of the Pinturas and Santa Cruz Formations. Actas VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, p. 129-135. Trelew, Argentina.

Flynn JJ, Wyss AR, Swisher CC. 1995. An Early Miocene anthropoid skull from the Chilean Andes. Nature 373: 603–607.

Flynn JJ, Guerrero J, Swisher III CC. 1997. Geochronology of the Honda Group. En: Kay, R.F., Madden, R.H., Cifelli, R.L. & Flynn, J.J. (eds.): Vertebrate Paleontology in the Neotropics: the Miocene fauna of La Venta, Colombia. Washington DC: Smithsonian Institution Press, p. 44-59.

Gheerbrant E, Thomas H, Sen S, Al-Sulaimani Z. 1995. Noveau primate Oligopithecinae (Simiiformes) de l'Oligocene inferiur de Taqah, Sultinat d'Oman. C R Acad Sci Paris 321: 425–432.

Godinot M. 2007. Primate origins: a reappraisal of historical data favoring tupaiid affinities. En: Ravosa MJ, Dagosto M, eds. Primate Origins: Adaptations and Evolution. New York: Springer, p 83–142.

Gunnell GF, Gingerich PD, Ul-Haq M, Bloch JI, Khan IH, Clyde WC. 2008. New primates (Mammalia) from the Early and Middle Eocene of Pakistan and their paleobiogeographical implications. Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan 32(1):1–14.

Haile-Selassie Y. 2001. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. Nature. 412: 178–181.

Haile-Selassie Y, Saylor BZ, Deino A, Levin NE, Alene M, Latimer BM. 2012. A new hominin foot from Ethiopia shows multiple Pliocene bipedal adaptations. Nature 483: 565–569.

Halenar LB, Rosenberger AL. 2013. A closer look at the "*Protopithecus*" fossil assemblages: new genus and species from Bahia, Brazil. J Hum Evol 65: 374–90.

Harrison T. 2010. Apes among the tangled branches of human origins. Science 327: 532–534.

Hartwig WC, Cartelle CC. 1996. A complete skeleton of the giant South American primate *Protopithecus*. Nature 381: 307-311.

Hershkovitz P. 1970. Notes of Tertiary platyrrhine monkeys and description of a new genus from the late Miocene of Colombia. Folia Primatol 12: 1–37.

Hershkovitz P. 1974. A new genus of Late Oligocene monkey (Cebidae, Platyrrhini) with notes on postorbital closure and platyrrhine evolution. Folia Primatologica 21: 1-35.

Hoffstetter R. 1969. Un primate de l'Oligocene inférieur sudamericain: *Branisella boliviana* gen. et sp. nov. Comptes Rendus Acad Sci, Paris, sér. D 69: 434-437.

Hooker JJ. 2007. A new microchoerine omomyid (Primates, Mammalia) from the English Early Eocene and its paleobiogeographical implications. Paleontology 50:739–756.

Horovitz I, MacPhee RDE. 1999. The Quaternary Cuban platyrrhine *Paralouatta varonai* and the origin of Antillean monkeys. J Hum Evol 36: 33-68.

Jaeger J-J, Thein T, Benammi M, et al. 1999. A new primate from the Middle Eocene of Myanmar and the Asian early origin of anthropoids. Science 285: 528–530.

Katz M. 1999. «The Source and Fate of Massive Carbon Input During the Late Paleocene Thermal Maximum». Science 286: 1531-1533.

Kay RF. 2010. A new primate from the early Miocene of Gran Barranca, Chubut Province, Argentina: Paleoecological implications. En: Madden RH, Carlini AA, Vucetich MG, Kay RF, eds.): The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia. New York: Cambridge University Press, p 220-240.

Kay RF, Madden RH, Plavcan JM, Cifelli RL, Guerrero-Díaz J. 1987. *Stirtonia victoriae*, a new species of Miocene Colombian primate. J Hum Evol 16: 73-196.

Kay RF, Johnson D, Meldrum DJ. 1998. A new pitheciine primate from the Middle Miocene of Argentina. Am J Primatol 45: 317-336.

Kay RF, Cozzuol MA. 2006. New platyrrhine monkeys from the Solimoes Formation (late Miocene, Acre State, Brazil). J Hum Evol 50: 673-686.

Kay RF, Fleagle JG, Mitchell TRT, Colbert M, Bown T, Powers DW. 2008. The anatomy of *Dolichocebus gaimanensis*, a stem platyrrhine monkey from Argentina. J Hum Evol 54: 323-382.

Kay RF, Hunt KD, Beeker CD, Conrad GW, Johnson CC, Heller J. 2011. Preliminary notes of a newly discovered skull of the extinct monkey *Antillothrix* from Hispaniola and the origin of the Greater Antillean monkeys. J Hum Evol 60: 124-128.

Kraglievich JL. 1951. Contribuciones al conocimiento de los primates fósiles de la Patagonia. I. Diagnosis previa de un nuevo primate fósil del Oligoceno superior (Colhuehuapiano) de Gaiman, Chubut. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" 2: 57-82.

Leakey MG, Ungar PS, Walker A. 1995. A new genus of large primate from the Late Oligocene of Lothidok, Turkana District, Kenya. J Hum Evol 28: 519–531.

Luchterhand K, Kay RF, Madden RH. 1986. *Mohanamico hershkovitzi*, gen. et sp. nov., un primate du Miocène moyen d'Amérique du Sud. Comptes Rendus l'Acad Sci, Paris, sér. II 303:1753-1758.

Lund P. 1840. Nouvelles recherches sur la faune fossile du Bresil. Ann Sci Naturelles (Paris) 13: 310-319.

MacPhee RDE, Horovitz I. 2004. New craniodental remains of the Quaternary Jamaican monkey *Xenothrix mcgregori* (Xenotrichini, Callicebinae, Pitheciidae), with a reconsideration of the *Aotus* hypothesis. Am Mus Novitates 3434: 1-51

MacPhee RDE, Iturralde-Vinent M, Gaffney E. 2003. Domo de Zaza, an Early Miocene Vertebrate Locality in South-Central Cuba, with Notes on the Tectonic Evolution of Puerto Rico and the Mona Passage. Am Mus Novitates 3394: 1-42.

Marivaux L, Essid EM, Marzougui W, Ammar HK, Adnet S, Marandat B, Merzeraud G, Ramdashan A, Tabuce R, Vianey-Liaud M, Yans J. 2014. A morphological intermediate between eosimiiform and simiiform primates from the late middle Eocene of Tunisia: Macroevolutionary and paleobiogeographic implication of early anthropoids. Am J Phys Anthropol 154: 387-401.

Meldrum DJ, Kay RF. 1997. *Nuciruptor rubricae*, a new pitheciin seed predator from the Miocene of Colombia. Am J Phys Anthropol 102: 407-427.

Miller ER, Simons EL. 1997. Dentition of *Proteopithecus sylviae*, an archaic anthropoid from the Fayum, Egypt. Proc Natl Acad Sci USA 94: 13760–13764.

Miller ER, Benefit BR, McCrossin ML, et al. 2009. Systematics of Early and Middle Miocene Old World monkeys. J Hum Evol 57: 195–334.

Morrone JJ. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. Ann Rev Entomology 51: 467–494.

Rivero M, Arredondo O. 1991. *Paralouatta varonai*, a new Quaternary platyrrhine from Cuba. J Hum Evol 21: 1-11.

Rosenberger AL. 1977. *Xenothrix* and ceboid phylogeny. J Hum Evol 6: 461-481.

Rosenberger AL. 1979. Cranial anatomy and implications of *Dolichocebus* a late Oligocene ceboid primate. Nature 279: 416-418.

Rosenberger AL. 2002. Platyrrhine paleontology and systematics: The paradigm shifts. En: Hartwig WC, ed. The Primate Fossil Record. Cambridge: Cambridge University Press. p.151-159.

Rosenberger AL, Setoguchi T, Shigehara N. 1990. The fossil record of callitrichine primates. J Hum Evol 19: 209-236.

Rosenberger AL, Hartwig WC, Wolff RG. 1991a. *Szalatavus attricuspis*, an early platyrrhine primate. Folia Primatol 56: 225-233.

Rosenberger AL, Setoguchi T, Hartwig WC. 1991b. *Laventiana annectens*, new genus and species: fossil evidence for the origin of callitrichine monkeys. Proc Natl Acad Sci USA 88: 2137-2140.

Rosenberger AL, Cooke S, Rímoli R, Xijun Ni, Cardoso L. 2011. First skull of *Antillothrix bernensis*, an extinct relict monkey from the Dominican Republic. Proc Royal Soc B 278: 67-74.

Rusconi C. 1935. Las especies de primates del Oligoceno de Patagonia (género *Homunculus*). “Ameghinia”, Revista Argentina de Paleontología y Antropología I: 39-125.

Sarmiento EE. 2010. Comment on the paleobiology and classification of *Ardipithecus ramidus*. Science 328: 1105-b.

Setoguchi T, Rosenberger AL. 1985. Miocene marmosets: first evidence. Intl J Primatol 6: 615-625.

Seiffert ER. 2012. Early primate evolution in Afro-Arabia. Evol Anthropol 21: 239–253.

Seiffert ER, Perry JM, Simons EL, Boyer DM. 2009. Convergent evolution of anthropoid-like adaptations in Eocene adapiform primates. Nature 461: 1118–1121.

Senut B, Pickford M, Gommery D, Mein P, Cheboi K, Coppens Y. 2001. First hominoid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). C R Acad Sci 332: 137–144.

Sigé B, Jaeger J-J, Sudre J et al. 1990. *Altiatlasius koulchii* n. gen. et sp., primate omomyidé du Paléocène supérieur du Maroc, et les origines des Euprimates. Paleontographica A 214:31–56.

Simons EL. 1995. Egyptian Oligocene primates: a review. Yearb Phys Anthropol 38: 119–238.

Simons EL, Seiffert ER. 1999. A partial skeleton of *Proteopithecus sylviae* (Primates, Anthropoidea): first associated dental and postcranial remains of an Eocene anthropoidean. C R Acad Sci Ser IIA 329: 921–927.

Simons EL, Seiffert ER, Chatrath P, Attai Y. 2001. Earliest record of a parapithecid anthropoid from the Jebel Qatrani Formation, northern Egypt. Folia Primatol 72:316–331.

Stevens NJ, O'Connor PM, Gottried MD, Roberts EM, Ngasala S. 2005. An anthropoid primate humerus from the Rukwa Rift Basin, Paleogene of southwestern Tanzania. J Vert Paleontol 25:986–989.

Stirton, R.A. 1951. Ceboid monkeys from the Miocene of Colombia. University of California Publications, Bulletin of the Department of Geological Sciences 28: 315-356.

Soligo C, Martin RD. 2006. Adaptive origins of primates revisited. J Hum Evol 50: 414–430.

Sussman R, Rasmussen T, Raven PH. 2013. Rethinking primate origins again. Am J Primatol 75: 95–106.

Suwa G, Kono RT, Katoh S, Asfaw B, Beyene Y. 2007. A new species of great ape from the Late Miocene epoch in Ethiopia. Nature 448: 921–924.

Szalay FS, Delson E. 1979. Evolutionary History of the Primates. New York: Academic Press.

Takai M. 1994. New specimens of *Neosaimiri fieldsi* from La Venta, Colombia: a middle Miocene ancestor of the living squirrel monkeys. J Hum Evol 27: 329-360.

Takai M, Anaya F, Shigehara N, Setoguchi T. 2000. New fossil materials of the earliest New World monkey, *Branisella boliviana*, and the problem of platyrrhine origins. Am J Phys Anthropol 111: 263-281.

Takai M, Anaya F, Suzuki H, Shigehara N, Setoguchi T. 2001. A new platyrrhine from the Middle Miocene of La Venta, Colombia, and the phyletic position of Callicebinae. Anthropological Sciences 109: 289-307.

Takai M, Nishimura T, Shigehara N, Setoguchi T. 2009. Meaning of the canine sexual dimorphism in fossil owl monkey *Aotus dindensis*, from the middle Miocene of La Venta, Colombia. En: Koppe T, Meyer G, Alt KW, eds. *Comparative Dental Morphology*. Front Oral Biology, Basel: Karger. 13: 55-59.

Tejedor MF. 2000. Los Platyrrhini fósiles de la Patagonia (Primates, Anthropoidea). Sistemática, filogenia e inferencias paleoambientales. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de la Plata, Argentina.

Tejedor MF. 2003. New fossil primate from Chile. J Hum Evol 44: 515-520.

Tejedor MF. 2005a. New fossil platyrrhine from Argentina. Folia Primatol 76: 146-150.

Tejedor MF. 2005b. New specimens of *Soriacebus adrianae*, with comments on pitheciin primates from the Miocene of Patagonia. Ameghiniana 42: 249-251.

Tejedor MF. 2013. Sistemática, evolución y paleobiogeografía de los primates Platyrrhini. Revista del Museo de La Plata 20 (176): 20-39.

Tejedor MF, Rosenberger AL. 2008. A neotype for *Homunculus patagonicus* Ameghino, 1891, and a new interpretation of the taxon. PaleoAnthropology 2008: 68-82.

Tejedor MF, Muñoz-Saba Y. 2013. La sistemática de los platirrinos y el registro fósil. En: Defler, T.R., Stevenson, P.R., Bueno, M.L. and Guzmán Caro, D.C., eds. Primates colombianos en peligro de extinción. Bogotá: Asociación Primatológica Colombiana. p. 68-86.

Tejedor MF, Tauber AA, Rosenberger AL, Swisher III CC, Palacios ME. 2006. New primate genus from the Miocene of Argentina. Proc Natl Acad Sci USA 103: 5437-5441.

Tejedor MF, Rosenberger AL, Cartelle C. 2008. Nueva especie de *Alouatta* (Primates, Atelinae) del Pleistoceno Tardío de Bahía, Brasil. Ameghiniana 45(1): 247-251.

von Koenigswald GHR. 1983. The significance of hitherto undescribed Miocene hominoids from the Siwaliks of Pakistan in the Senchenberg Museum, Frankfurt. En: Ciochon RL, Corruccini RS, eds. New Interpretations of Ape and Human Ancestry. New York: Plenum Press. p. 517–526.

Waddell PJ, Okada N, Hasegawa M. 1999. Towards resolving the interordinal relationships of placental mammals. Syst. Biol. 48: 1-5.

White TD, Suwa G, Asfaw B. 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. Nature 371: 306–333.

White TD, Asfaw B, Beyene Y, et al. 2009. *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. Science 326: 75–86.

Wilkinson RD, Steiper ME, Soligo C, Martin RD, Yang Z, et al. 2011. Dating primate divergences through an integrated analysis of palaeontological and molecular data. Syst Biol 60: 16–31.

Williams EE, Koopman KF. 1952. West Indian fossil monkeys. Am Mus Novitates 1546: 1-16.

Zachos J, Pagani M, Sloan L, Thomas E, Billups K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. Science 292: 686–693.

Zalmout IS, Sanders WJ, MacLatchy L, et al. 2010. New Oligocene primate from Saudi Arabia and the divergence of apes and Old World monkeys. Nature 466: 360–364.

APÉNDICE

Clasificación de los primates, incluyendo formas actuales (**resaltado en negrita**) y fósiles. Modificado de Fleagle (2013).

ORDEN Primates

SUBORDEN Strepsirrhini

INFRAORDEN Lemuriformes

SUPERFAMILIA Lemuroidea

FAMILIA Lemuridae

Lemur

Hapalemur

Prolemur

Eulemur

Varecia

Pachylemur

FAMILIA Megaladapidae

Megaladapis

FAMILIA Indriidae

SUBFAMILIA Indriinae

Avahi

Propithecus

Indri

SUBFAMILIA Archaeolemurinae

Archaeolemur

Hadropithecus

SUBFAMILIA Palaeopropithecinae

Mesopropithecus

Babakotia

Palaeopropithecus

Archaeoindris

FAMILIA Cheirogaleidae

Microcebus

Cheirogaleus

Mirza

Allocebus

Phaner

FAMILIA Lepilemuridae

Lepilemur

SUPERFAMILIA Daubentonioidea

FAMILIA Daubentoniidae

Daubentonia

INFRAORDEN Lorisiformes

SUPERFAMILIA Lorisoidea

FAMILIA Lorisidae

Arctocebus

Perodicticus

Mioeuoticus

Loris

Nycticebus

Nycticeboides

Microloris

FAMILIA Galagidae

Galago

Otolemur

Galagoides

Sciurocheirus

Euoticus

Komba

Progalago

Wadilemur

Saharagalago

FAMILIA Incertae sedis

Karanisia

SUPERFAMILIA *Incertae sedis*

FAMILIA Azibiidae

Azibius

Algeripithecus

FAMILIA Djebelemuridae

Djebelemur

“Anchomomys”

Omanodon

Shizarodon

Namaia

FAMILIA Plesiopithecidae

Plesiopithecus

SUBORDEN Adapiformes

SUPERFAMILIA Adapoidea

FAMILIA Notharctidae

Cantius

Copelemur

Notharctus

Pelycodus

Smilodectes

Hesperolemur

FAMILIA Cercamoniidae

Donrussellia

Panobius

Protoadapis

Barnesia

Periconodon

Buxella

Agerinia

Anchomomys

Mazaterodon

Pronycticebus

FAMILIA Adapidae

Adapis

Cryptadapis

Microadapis

Leptadapis

Palaeolemur

Magnadapis

Paradapis

FAMILIA Caenopithecidae

Caenopithecus

Europolemur

Godinotia

Darwinius

Mahgarita

Mescalerolemur

Afradapis

Aframonius

Adapoides

FAMILIA Asiadapidae

Asiadapis

Marcgodinotius

FAMILIA Sivaladapidae

SUBFAMILIA Sivaladapinae

Sivaladapis

Indraloris

Sinoadapis

SUBFAMILIA Hoanghoniinae

Hoanghonius

Rencunius

Wailekia

Lushius

SUBFAMILIA *Incertae sedis*

Paukkaungia

Kyitchaungia

Guangxilemur

FAMILIA *Incertae sedis*

Bugtilemur

Muangthanhinius

Sulaimanius

SUBORDEN Haplorhini

INFRAORDEN Anthropoidea

PARVORDEN Platyrrhini

SUPERFAMILIA Pithecioidea

FAMILIA Pitheciidae

SUBFAMILIA Pitheciinae

Pithecia

Chiropotes

Cacajao

Proteropithecia

Nuciruptor

Cebupithecia

Soriacebus

Mazzonicebus

SUBFAMILIA Homunculinae

Callicebus

Miocallicebus

Homunculus

Carlocebus

SUBFAMILIA Aotinae

Aotus

Tremacebus

SUPERFAMILIA Ateloidea

FAMILIA Cebidae

SUBFAMILIA Cebinae

Cebus

Sapajus

Acrecebus

Saimiri

Neosaimiri

Laventiana

Insulacebus

Killikaike

SUBFAMILIA Callitrichinae

Callithrix

Mico

Cebuella

Callibella

Callimico

Saguinus

Leontopithecus

Micodon

Patasola

Lagonimico

FAMILIA Atelidae

SUBFAMILIA Atelinae

Ateles

Caipora

Solimoea

Lagothrix

Brachyteles

SUBFAMILIA Alouattinae

Alouatta

Paralouatta

Stirtonia

Protopithecus

SUPERFAMILIA *Incertae sedis*

FAMILIA *Incertae sedis*

Perupithecus

Branisella

Szalatavus

Mohanimico

Xenothrix

Antillothrix

INFRAORDEN Catarrhini

SUPERFAMILIA Cercopithecoidea

FAMILIA Cercopithecidae

SUBFAMILIA Cercopithecinae

Macaca

Procynocephalus

Paradolichopithecus

Cercocebus

Mandrillus

Procercocebus

Lophocebus

Rungwecebus

Papio

Parapapio

Pliopapio

Dinopithecus

Gorgopithecus

Theropithecus

Erythrocebus

Chlorocebus

Allochrocebus

Miopithecus

Allenopithecus

Cercopithecus

SUBFAMILIA Colobinae

Colobus

Piliocolobus

Procolobus

Microcolobus

Libypithecus

Kuseracolobus

Cercopithecoides

Paracolobus

Rhinocolobus

Mesopithecus

Dolichopithecus

Semnopithecus

Trachypithecus

Presbytis

Nasalis

Simias

Pygathrix

Rhinopithecus

Parapresbytis

FAMILIA Victoriapithecidae

Victoriapithecus

Prohylobates

Zaltanpithecus

Noropithecus

SUPERFAMILIA Hominoidea

FAMILIA Hylobatidae

Hylobates

Hoolock

Nomascus

Symphalangus

Yuanmoupithecus

FAMILIA Hominidae

SUBFAMILIA Ponginae

Pongo

Ankarapithecus

Sivapithecus

Gigantopithecus

Khoratpithecus

SUBFAMILIA Homininae

Pan

Gorilla

Homo

Australopithecus

Paranthropus

Kenyanthropus

Ardipithecus

Orrorin

Sahelanthropus

SUBFAMILIA Dryopithecinae

Dryopithecus

Pierolapithecus

Anoiapithecus

Hispanopithecus

Rudapithecus

Ouranopithecus

Graecopithecus

Oreopithecus

Lufengpithecus

SUBFAMILIA *Incertae sedis*

Kenyapithecus

Griphopithecus

Nakalipithecus

Samburupithecus

Chororapithecus

SUPERFAMILIA Proconsuloidea

FAMILIA Proconsulidae

SUBFAMILIA Proconsulinae

Proconsul

SUBFAMILIA Afropithecinae

Afropithecus

Heliopithecus

Morotopithecus

Nacholapithecus

Equatorius

Otavipithecus

SUBFAMILIA Nyanzapithecinae

Nyanzapithecus

Rangwapithecus

Turkanapithecus

Xenopithecus

FAMILIA Dendropithecidae

Dendropithecus

Simiolus

Micropithecus

FAMILIA *Incertae sedis*

Limnopithecus

Kalepithecus

Kogolepithecus

Lomorupithecus

Iriripithecus

Karamojapithecus

SUPERFAMILIA Propliopithecoidae

FAMILIA Propliopithecidae

Propliopithecus

Moeripithecus

Aegyptopithecus

FAMILIA Oligopithecidae

Oligopithecus

Catopithecus

SUPERFAMILIA Pliopithecoidea

FAMILIA Pliopithecidae

SUBFAMILIA Dionysopithecinae

Dionysopithecus

Platydontopithecus

SUBFAMILIA Pliopithecinae

Pliopithecus

Epipliopithecus

Egarapithecus

SUBFAMILIA Crouzeliinae

Plesiopliopithecus

Anapithecus

Barberapithecus

Laccopithecus

SUPERFAMILIA *Incertae sedis*

Saadanius

Kamoyapithecus

INFRAORDEN Parapithecoidea

SUPERFAMILIA Parapithecoidea

FAMILIA Parapithecidae

Abuqatrania

Qatrania

Apidium

Parapithecus

Lokonepithecus

FAMILIA *Incertae sedis*

Biretia

Arsinoea

SUPERFAMILIA Proteopithecoidea

FAMILIA Proteopithecidae

Proteopithecus

Serapia

INFRAORDEN *Incertae sedis*

FAMILIA Eosimiidae

Eosimias

Phenacopithecus

Bahinia

FAMILIA Amphipithecidae

Amphipithecus

Pondaungia

Ganlea

Myanmarpithecus

Siamopithecus

Bugtipithecus

SUBORDEN Tarsiiformes

INFRAORDEN Tarsiiformes

SUPERFAMILIA Tarsioidea

FAMILIA Tarsiidae

Tarsius

Cephalopachus

Carlito

Xanthorhysis

Afrotarsius

Afrasia

SUBORDEN Omomyiformes

SUPERFAMILIA Omomyoidea

FAMILIA Omomyidae

SUBFAMILIA Anaptomorphinae

Teilhardina

Baataromomys

Anaptomorphus

Gazinius

Tetonoides

Pseudotetonius

Absarokius

Tatmanius

Strigorhysis

Acrossia

Trogolemur

Sphacorhysis

Anemorhysis

Arapahovius

Chlororhysis

Artimonius

SUBFAMILIA Omomyinae

Omomys

Chumashius

Steinius

Uintanius

Jemezius

Macrotarsius

Hemiacodon

Yaquius

Ourayia

Wyomomys

Ageitodendron

Utahia

Stockia

Asiomomys

Chipetaia

Washakius

Tarka

Tarkadectes

Tarkops

Shoshonius

Dyseolemur

Loveina

Ekgmowechashala

FAMILIA Microchoeridae

Nannopithex

Pseudoloris

Necrolemur

Microchoerus

Vectipithex

Melaneremia

Indusomys

FAMILIA *Incertae sedis*

Rooneyia

Kohatius

Vastomys

SUBORDEN *Incertae sedis*

Altiatlasius

Altanius

Phileosimias

Nosmips

CAPÍTULO 14. LA EVOLUCIÓN DE LOS GÉNEROS *AUSTRALOPITHECUS* Y *PARANTHROPUS*.

ALBERTO A. MAKINISTIAN[1]

[1]Universidad Nacional de Rosario, Argentina. amakinistian@citynet.net.ar

Los probables y más antiguos fósiles de homínidos conocidos hasta la fecha han sido datados entre los 7 y los 4,4 Ma. Tiempo después, desde hace aproximadamente 4,2 Ma un género fósil continuará el proceso evolutivo de los homínidos: el género *Australopithecus*.

1. LOS COMIENZOS. EL GÉNERO *AUSTRALOPITHECUS*

La denominación "Australopithecus" se remonta al hallazgo del cráneo de un individuo inmaduro conservado en un trozo de roca que unos mineros encontraron el 28 de noviembre de 1924 en la localidad de Taung, en el sur de África, y llevaron de inmediato a Raymond Dart (1893-1988), Profesor de Anatomía en la Universidad de Johannesburgo. Con mucho cuidado, Dart extrajo el cráneo de una criatura de pequeño cerebro, que habría tenido unos tres años al morir, y que bautizó con el nombre de *Australopithecus africanus* ("australo" significa sur y "pithecus", mono, es decir "mono del sur de África") y fue datado en unos 2,5 Ma.

Dart concluyó, acertadamente, que el niño de Taung era bípedo porque la posición del agujero occipital o *foramen magnum*, ubicado en la base del cráneo, estaba orientado hacia abajo y no hacia atrás y por lo tanto se parecía más a la posición que tiene en los humanos modernos que a la que tiene en los grandes simios. Sin embargo, la comunidad científica europea, sobre todo la británica, concedió escasa importancia al hallazgo, fundamentalmente por dos motivos. Por un lado, por su reducida capacidad cerebral en una época en la que predominaba la idea según la cual lo que nos había hecho humanos era precisamente un mayor desarrollo del cerebro en relación a otros primates y, por otro lado, por el hecho de que, por entonces, se pensaba que nuestro origen estaba más

vinculado con los antropoides asiáticos, como el orangután, que con los africanos.

Habiéndose encontrado solo el cráneo de un niño, se necesitaban más fósiles, sobre todo de formas adultas, que proporcionaran una mayor información. Afortunadamente, en los años siguientes se produjeron nuevos hallazgos, esta vez de formas adultas, en los yacimientos de Sterkfontein (1936), con un cráneo casi completo aunque sin los dientes ni mandíbula y de Makapansgat (1947), que aportó una pelvis demostrativa de una clara bipedestación en los australopitecos. Lo importante es que ambos sitios posibilitaron una mejor caracterización del tipo *Australopithecus africanus*: capacidad cerebral de unos 500 cm^3, incisivos pequeños, caninos un poco proyectados y premolares relativamente grandes. En cuanto a su antigüedad, la misma fue establecida entre 3,2 y 2,3 Ma.

Una cuestión que importa señalar es que, basándose en sus observaciones de huesos rotos o fracturados, Dart había llegado a la conclusión de que los australopitecos habían sido autores de una industria de huesos, dientes y uñas (denominada por él *osteodontoquerática*) y que habían empleado armas, particularmente húmeros de antílope, para lograr su supervivencia. Tiempo después, esta supuesta industria habría de ser totalmente desestimada.

Si bien debiéramos continuar analizando a las demás especies del género *Australopithecus* (nos referimos a las especies *afarensis*, *anamensis*, *bahrelgazali*, *garh*i, *sediba* y una aún sin determinar), todas descubiertas a partir de la década del setenta, hemos optado aquí por abordar, antes, los sucesivos hallazgos de fósiles llevados a cabo entre 1938 y 1967, que dieron nombre a un nuevo género, el género *Paranthropus*. Procedemos de esta manera en la seguridad de que en algunos casos, como éste, seguir el hilo histórico de los descubrimientos contribuye a una mejor comprensión del tema por parte del lector.

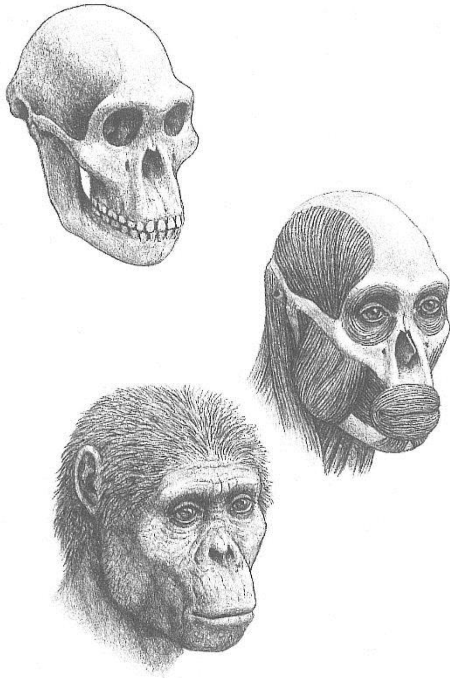


Figura 1: Hembra de *Australopithecus africanus*. Las ilustraciones 1, 2 y 3, reproducidas aquí con autorización, pertenecen a Mauricio Antón y obran en las páginas 89, 120 y 122, respectivamente, de *La especie elegida* de Juan Luis Arsuaga e Ignacio Martínez. Ediciones Temas

2. EL GÉNERO PARANTHROPUS

Del mismo modo que Dart, y también en Sudáfrica, el médico y paleontólogo escocés Robert Broom (1866-1951) encontró restos fósiles en Kromdraai (1938) que, por presentar cresta sagital, pómulos fuertes y molares anchos diferenció del Australopithecus y lo bautizó con el nombre de *Paranthropus robustus* (etimológicamente "parántropo" significa "al lado del hombre"). Más tarde, en 1949, Broom encontró, en Swartkrans, un cráneo parcial con parte de la cara y del maxilar superior, y dos años después un cráneo bastante completo, que incluía casi toda la cara. En conjunto, el material encontrado en Swartkrans era similar, por su robustez, al de Kromdraai.

En definitiva, y si bien los fósiles encontrados en unos y otros sitios eran similares del cuello para abajo, presentaban claras diferencias en el cráneo y sobre todo en el aparato masticador. En comparación, los fósiles de Sterkfontein y Makapansgat mostraban, en general, huesos de menor tamaño y rasgos más suaves, más gráciles (ver Figura 1), mientras que los de Kromdraai y Swartkrans comprendían huesos del cráneo de mayor tamaño y rasgos más marcados, más fuertes. Basándose

en estas diferencias, un colaborador de Broom, John T. Robinson (1923-2001) propuso distinguir dos géneros y dos especies: *Australopithecus africanus* (incluyendo los fósiles de Taung, Sterkfontein y Makapansgat) caracterizados por una dieta generalista y *Paranthropus robustus* (con los fósiles de Kromdraai y Swartkrans), con una dieta basada fundamentalmente en alimentos vegetales duros tales como semillas y raíces. En las décadas de 1930 y 1940 los fósiles encontrados en cada uno de esos sitios habían recibido un nombre distintivo: *Plesianthropus transvaalensis* los de Sterkfontein (1936), *Australopithecus prometheus* los de Makapansgat (1947*), Paranthropus robustus* los de Kromdraai (1938) *y Paranthropus crassidens* los de Swartkrans (1949). Excepto *Paranthropus robustus*, los demás nombres han caído en sinonimia y han perdido vigencia.

Algunos autores han preferido o prefieren (por ejemplo el destacado paleoantropólogo sudafricano Phillip Tobias (1925-2012), sucesor de Raymond Dart) en la actualidad considerar a las formas robustas como variantes del mismo género *Australopithecus*. En este caso, la robustez craneana se explicaría por una especialización en la ingesta de alimentos duros. Si así fuere, el género *Australopithecus* poseería un alto rango de variabilidad ya que incluiría a la fecha un total de nueve especies y una aún sin determinar (la representada por los restos de “Little Foot”). Pero aquí optaremos por mantener el nombre genérico original de *Paranthropus* (criterio adoptado por los editores del presente volumen), acuñado por Robert Broom en 1938 para las formas robustas sudafricanas (entre 2 y 1 Ma) y, del mismo modo en que lo hacen otros autores en la actualidad, aplicaremos dicha expresión genérica a las formas robustas del este africano *Paranthropus aethiopicus* (2,6 Ma) y *Paranthropus boisei* (entre 2,3 y 1,4 Ma), aunque hacerlo de esta manera implique la posibilidad de un origen independiente de la morfología “robusta” en el sur y en el este de África, lo cual debilitaría el sostenimiento del nombre genérico de *Paranthropus* desde el punto de vista filogenético.

Hace 2,8 Ma tuvo lugar un enfriamiento paulatino en el hemisferio norte que derivó en una modificación de los ecosistemas africanos, convirtiéndolos en zonas más abiertas, más áridas y más secas, como las sabanas, en detrimento de los bosques (ver: FM Gradstein, JG Ogg, MD. Schmitz y GM. Ogg (Eds.) 2012. The Geologic Time Scale 2012. Elsevier, 2 vols.). En este paisaje geográfico habría aparecido el género *Paranthropus*.

Los parántropos, que probablemente se derivaron de las formas gráciles, estaban caracterizados por la posesión de un cráneo robusto con cresta sagital bien marcada que sirve de

inserción a potentes músculos masticadores. Los caninos e incisivos son relativamente pequeños pero los premolares y molares son grandes y están cubiertos por una gruesa capa de esmalte. De acuerdo con Arsuaga, las tres especies de parántropos muestran una gradación en la especialización de su aparato masticatorio: apenas esbozada en *aethiopicus*, más marcada en *robustus* y muy acentuada en *boisei.*

Tanto el aparato masticador como la anatomía craneofacial llevan a pensar en ambientes abiertos y secos, tipo sabana, y en una alimentación basada en vegetales duros y coriáceos tales como semillas, granos y frutos secos, que poseen elementos abrasivos y tienen un buen nivel nutritivo. En cambio, los australopitecos, es decir las formas gráciles, presentan molares y caninos e incisivos más proporcionados, que sugieren una vida en medios forestales húmedos y una dieta más generalista.

a. PARANTHROPUS BOISEI

El 17 de julio de 1959 el matrimonio de Louis Leakey (1903-1972) y Mary (1913-1996), que estaba trabajando en la Garganta de Olduvai, en Tanzania, demostraría que los australopitecos también habían habitado África oriental. Efectivamente, en la capa I, datada por potasio-argón en 1,75 ó 1,8 Ma, se encontró un cráneo casi completo pero sin mandíbula y la mayor parte de la tibia y peroné pertenecientes a un joven de unos 17 ó 18 años.

El cráneo presenta, en la parte superior, una cresta sagital prominente que revela la existencia de un aparato masticador con potentes músculos, apto para la ingesta de vegetales duros, motivo por el cual la prensa lo apodó “cascanueces” (ver Figura 2). Sus dientes caninos e incisivos son pequeños pero los premolares y molares son muy grandes. Como el tipo de alimento requiere de una muy buena masticación antes de ser ingerido, existe un mayor uso de las piezas dentarias posteriores, encargadas de moler o triturar la comida. Es por ese motivo que se observa en ellos que sus premolares se molarizan, es decir aumentan de tamaño para de esa manera incrementar, junto a los molares, la superficie masticatoria disponible.En cuanto a su estatura, era de 1,45 m. aproximadamente, mientras que su capacidad cerebral fue establecida en 530 cm3.

Habiéndose encontrado también instrumentos líticos en el sitio, los mismos fueron asociados al fósil, por lo que éste fue denominado por Leakey *Zinjanthropus boisei* (“Zinj” es un término árabe que designa el este africano, “anthropus”, hombre, en virtud del hallazgo de las herramientas - y a pesar de que los rasgos de la cara no se correspondían con una forma “humana”- y “boisei”, en

homenaje a Charles Boise, un inglés que en un comienzo aportó ayuda financiera a las investigaciones de Louis Leakey). En cierto modo es entendible que Louis actuara de esa manera por cuanto partía del firme supuesto, vigente en la época, de que el hombre podía ser el único fabricante de herramientas. Luego, con el hallazgo de nuevos fósiles en el lugar entre 1960 y 1963, Leakey reconoció que había estado equivocado y que, en realidad, los instrumentos líticos habían sido fabricados por estos nuevos individuos, cuyos fósiles fueron agrupados, en 1964, bajo el nombre de *Homo habilis*, por su habilidad para producir herramientas (Leakey y Walker, 1997).

Efectivamente, el 4 de abril de 1964, Louis Leakey, Phillip Tobias y John Napier comunicarían la noticia a la comunidad científica internacional, a través de la famosa revista inglesa Nature.

Actualmente se considera a la especie *boisei* un parántropo de tipo robusto (y aún hiper robusto según algunos autores) por lo que su denominación científica es *Paranthropus boisei*. Su hallazgo constituyó, sin ninguna duda, el punto de partida de una serie de importantes hallazgos de homínidos en África oriental.

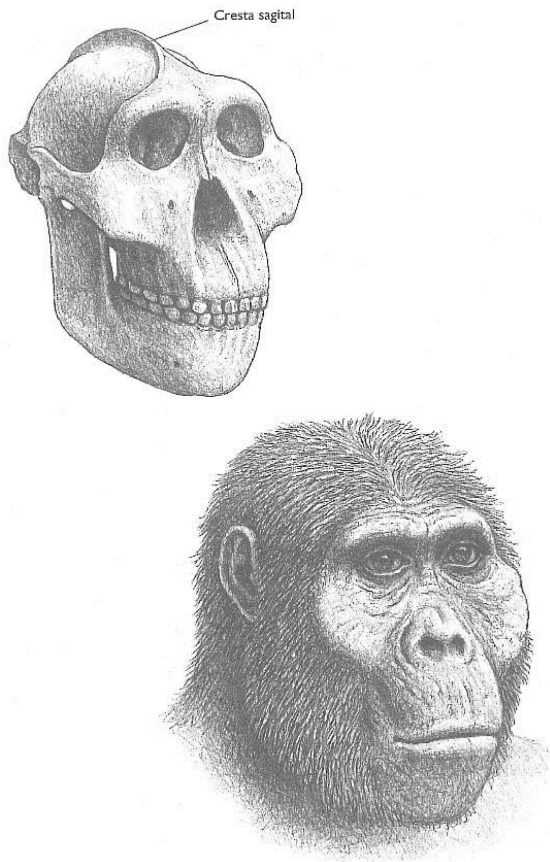


Figura 2: Macho de *Paranthropus boisei.* Las ilustraciones 1, 2 y 3, reproducidas aquí con autorización, pertenecen a Mauricio Antón y obran en las páginas 89, 120 y 122, respectivamente, de *La especie elegida* de Juan Luis Arsuaga e Ignacio Martínez. Ediciones Temas de Hoy. Madrid, 18ª edición, noviembre de 1999

b. PARANTHROPUS AETHIOPICUS

Al año siguiente, en 1965, Louis Leakey aprovechó la visita a Kenia del emperador de Etiopía, Haile Selassie, para entrevistarse con él y obtener su autorización para la búsqueda de fósiles de homínidos en tierras etíopes. Esto llevó a Louis a organizar una expedición internacional al Valle del Omo, al norte de la frontera entre Kenia y Etiopía. Iniciada en 1967, participaron de la misma un grupo francés, uno norteamericano y otro anglo-keniata.

Fue precisamente ese mismo año en que el grupo francés, comandado por Camille Arambourg (1885-1969), realizó el primer hallazgo en el curso bajo del río Omo, cerca de su desembocadura en el Lago Rodolfo, consistente en un maxilar muy grueso, sin dientes, al que en un primer momento denominaron *Paraaustralopithecus aethiopicus* (Arambourg y Coppens, 1967). Tiempo después, y con mayor cantidad de materiales disponibles en virtud del hallazgo en 1985 del cráneo KNM-WT 17000 (también llamado "Black Skull" o "cráneo negro" debido a que está cubierto por una pátina de minerales ricos en manganeso) esa especie se definiría finalmente con el nombre de *Paranthropus aethiopicus*, con una antigüedad estimada en 2,6 Ma. El cráneo del *P. aethiopicus* tiene unos 410 cm3 de capacidad cerebral, maxilares robustos y molares grandes y una muy marcada cresta sagital que indudablemente servía de inserción a potentes músculos masticadores aptos para el procesamiento de semillas, raíces y frutos duros previo a la ingesta. WT (West Turkana) se refiere al sitio de hallazgo, es decir oeste del Lago Turkana y 17000 es el número de registro en el Museo Nacional de Kenia (KNM). Otra aclaración que cabe efectuar es que el nombre del lago fue Rodolfo hasta 1974 pero en un proceso de nacionalización de nombres extranjeros, el gobierno de Kenia pasó a denominarlo Lago Turkana a partir de esa fecha. De allí que importa que el lector esté informado que en toda referencia a hallazgos efectuados en la zona anteriores a 1974 aparecerá la letra R de Rodolfo y en todo hallazgo posterior a esa fecha la letra T, de Turkana.

No resulta sencilla la ubicación del *Paranthropus aethiopicus* dentro de la filogenia. Sin duda es una forma posterior, y quizás derivada, del *Australopithecus afarensis* y claramente anterior, y quizás antecesora, del *Paranthropus boisei* en África oriental, en tanto que el *Paranthropus robustus* sudafricano podría haberse derivado a partir del *Australopithecus africanus*. Si esto es así, que es lo que ahora se propone, entonces el género *Paranthropus* sería parafilético.

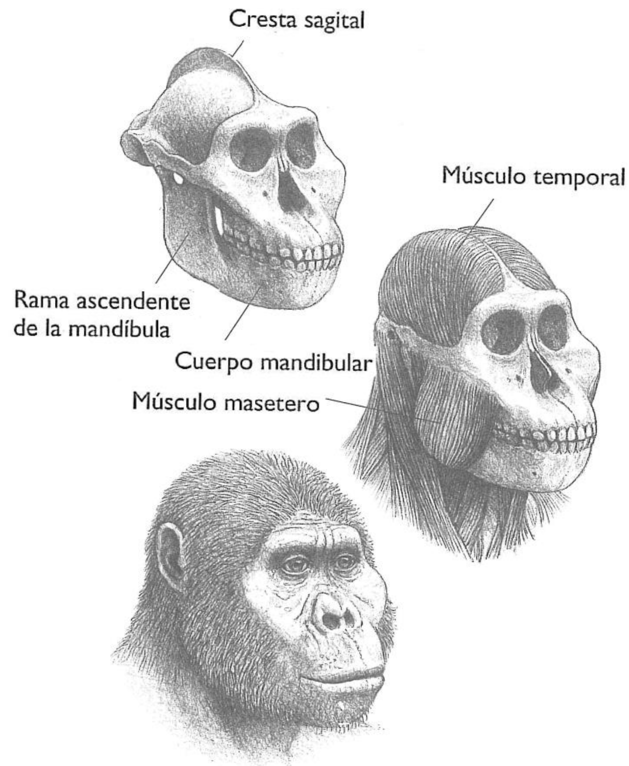


Figura 3: Macho de *Paranthropus aethiopicus.* Las ilustraciones 1, 2 y 3, reproducidas aquí con autorización, pertenecen a Mauricio Antón y obran en las páginas 89, 120 y 122, respectivamente, de *La especie elegida* de Juan Luis Arsuaga e Ignacio Martínez. Ediciones Temas de Hoy. Madrid, 18ª edición, noviembre de 1999

3. La diversidad de los Australopitécidos

a. Australopithecus afarensis

De todos los australopitecos el *Australopithecus afarensis* es el que quizás mejor se conoce desde el punto de vista morfológico por la cantidad y calidad de los restos fósiles encontrados, sobre todo en la década del setenta, una década apasionante en la búsqueda de nuestros orígenes. Johanson llama "década de oro" al período 1967-1977. Cfr. (1982): 93.Por tal motivo, y por el fuerte

impacto que produjeron algunos de esos descubrimientos por entonces, se estima conveniente entrar aquí en algunos detalles.

En 1971, el joven antropólogo norteamericano Donald Carl Johanson (n.1943) había viajado a París con el propósito de completar su tesis doctoral. Allí conoce a Maurice Taieb (n.1935), un geólogo francés que también estaba empeñado en redactar su tesis doctoral acerca de la evolución geológica del valle del río Awash, al noreste de Etiopía. Con intereses en común, ambos deciden trasladarse a la zona para una prospección sobre el terreno. Una vez allí, se encuentran con Yves Coppens (n. 1934) y los tres resuelven trabajar conjuntamente en el lugar, acordando que serían los máximos responsables, cada uno en su disciplina (Taieb en geología, Coppens en paleontología y Johanson en paleoantropología. Tras la muerte de Arambourg en 1969, Coppens había quedado a cargo del grupo francés en la expedición internacional al Valle del Omo.).

En la primera campaña sobre el terreno, en octubre de 1973, Johanson descubre, semienterrado, un fragmento superior de tibia y a unos metros un fragmento inferior de fémur que estaba partido por la mitad, de manera que sólo conservaba uno de sus cóndilos. El otro cóndilo estaba tirado en la arena, muy cerca. Al intentar acoplar los tres fragmentos, observa sorprendido que el fémur y la tibia se habían unido formando ángulo, disposición diferente de la de los chimpancés o gorilas, en quienes se unen en línea recta. Dicho ángulo, denominado ángulo valgus, existe en el hombre moderno y es decisivo para la locomoción bípeda. Esta constatación, por lo tanto, permitía suponer que se trataba de un homínido de locomoción erguida cuya antigüedad se estimaba en ese momento entre 3 y 4 Ma (Johanson y Edey 1982; Johanson, 2000).

Reconfortados por el hallazgo, la segunda campaña sobre el terreno se inició en octubre de 1974. Poco tiempo después, el 24 de noviembre y a unos 6 km del campamento, Johanson y su colaborador Tom Gray, encuentran restos de un homínido en la denominada Localidad 162. Luego de tres semanas de intensos trabajos de recolección de piezas en el sitio, se logró recuperar gran número de fragmentos (un total de cincuenta y dos) los que, una vez ordenados y clasificados, representaban nada menos que el 40 % del esqueleto de un solo individuo, hallado en el lecho de un antiguo río.

Nos parece ilustrativo consignar que esa noche, como fondo de los comentarios e intercambios de opiniones entre los científicos del campamento, se escuchaba la canción de Los Beatles *"Lucy in the sky with diamonds"* y en un momento determinado el nombre de "Lucy" pasó al fósil, por considerárselo de sexo femenino, a juzgar por la mayor dimensión de su abertura pélvica

(ver Figura 4). Técnicamente, su registro en la colección de Hadar es A. L. 288-1 (A. L. por Afar Locality). Habiéndose encontrado el resto por encima de la toba KHT (Kada Hadar Tuff) datada en 3,18 Ma, su antigüedad sería un poco menor, quizás 3,1 Ma.

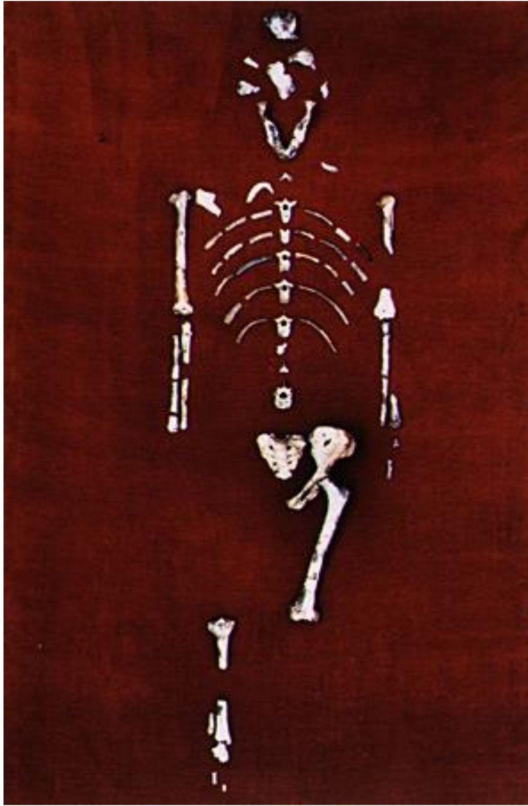


Figura 4: Esqueleto de "Lucy" (*Australopithecus afarensis*)

A diferencia de la pelvis de un chimpancé o de un gorila, que es alta y estrecha, la pelvis de Lucy es baja y ancha como la de los humanos modernos. Este rasgo, junto con la posición del fémur, inclinado hacia adentro y no descendiendo en línea vertical desde la pelvis, como en los chimpancés, revela claramente su postura erecta y desplazamiento bípedo. Su estatura era apenas superior al metro (según distintas estimaciones entre 1,07 y 1,22 m) y su edad, debido al desgaste de sus muelas de juicio que acababan de aparecer, de unos 20 años. En tanto, la circunferencia de su cabeza no superaba en mucho los 30 cm y no se pudo medir con precisión el tamaño de su cerebro, aunque se calcula una capacidad cerebral entre 380 y 450 cm3. Curiosamente, las vértebras presentan un recrecimiento óseo compatible con la "enfermedad de Scheuermann" que es una alteración de la columna vertebral que en la actualidad aparece con frecuencia en adolescentes y puede resultar

dolorosa.

Se efectuaron dos expediciones más a Hadar, en 1975 y 1976. En 1975 se realizó otro descubrimiento increíble: en la ladera de una colina –designada posteriormente A. L. 333- se encontró un verdadero tesoro de fósiles de homínidos. Esa ladera produjo cerca de 200 piezas fósiles, entre dientes y fragmentos de huesos. La duplicación de determinadas partes puso en claro que no menos de 13 individuos estaban allí representados: machos, hembras y unos cuatro niños menores de cinco años, a juzgar por los dientes. Se los denominó "la Primera Familia" y sin duda se trata de un hallazgo de gran valor por cuanto posibilitó el estudio comparativo de las diferentes piezas anatómicas y también permitió tomar debida nota de la amplitud de las variaciones individuales, incluidas las sexuales. La totalidad del material fósil fue encontrado ligeramente por debajo de la toba KHT, por lo que su antigüedad sería de unos 3,2 Ma.

En 1977, la colección de fósiles de Hadar estaba integrada por más de 350 piezas fósiles. Por entonces, en un sitio muy distante de Hadar, se produciría un descubrimiento verdaderamente extraordinario que luego se relacionaría con los fósiles de Hadar. Nos referimos al sitio de Laetoli.

LAETOLI

Laetoli es un sitio ubicado a unos 40 km al sur de la Garganta de Olduvai, en Tanzania. Aunque en realidad ya era conocido por el matrimonio Leakey desde 1935, fue recién en 1974, después de la muerte de Louis, cuando Mary encontró allí un indudable fósil de homínido. En los dos años siguientes, ella o sus colaboradores descubrieron 42 dientes, algunos asociados con fragmentos de mandíbula en deficiente estado de conservación, excepto una mandíbula con 9 dientes en su lugar, LH4, considerado el ejemplar tipo u holotipo de *Australopithecus afarensis*.

Por entonces, en el verano de 1976, y de manera totalmente accidental, Andrew Hill, de la Universidad de Harvard, reparó en la presencia de rastros de animales en el suelo y dos años después, en 1978, el geoquímico Paul Abell, de la Universidad Rhode Island, descubrió una huella inconfundible de pie humano en otro sitio. Una posterior limpieza de la superficie dejó al descubierto más de cincuenta pisadas a lo largo de veintisiete metros.

Dichas pisadas (ver Figura 5) revelan el paso, todos juntos o en distintos momentos, de tres homínidos que se dirigían hacia el norte. Una de las pistas correspondería a un individuo menor

(pisada de 10,5 cm de largo y estatura aproximada de 1,20 m de altura) y una segunda a un individuo mayor (pisada de 15 cm de largo y altura aproximada de 1,40 m) que está parcialmente borrada porque otro homínido, de talla intermedia, caminó sobre ella intencionadamente (Hay y Leakey, 1982).

Las pisadas demuestran claramente desplazamiento bípedo, a juzgar por la fuerte pisada del talón, bóveda plantar bien desarrollada y dedo pulgar alineado junto a los otros dedos, no separado o desviado como se observa en los monos antropoides. Se deduce claramente, por lo tanto, que el pie se había convertido en órgano de apoyo para sostener el peso del cuerpo. Resulta indudable, por tanto, que eran bípedos mucho antes de producirse el incremento en el volumen cerebral y antes también del comienzo de la fabricación de útiles líticos, que no fueron encontrados en los 80 km2 que ocupan los depósitos.

¿Cómo es posible que esas pisadas hayan permanecido inalterables después de varios millones de años? La conservación de pisadas fósiles en Laetoli ha sido explicada como consecuencia de una combinación única de condiciones climáticas, volcánicas y mineralógicas. Intentando reconstruir lo sucedido, los investigadores repararon en la existencia, a 20 km de Laetoli, de un volcán, el Sadiman, actualmente inactivo pero que sí tuvo erupciones ricas en carbonatita hacia fines del Plioceno. La carbonatita es un material rico en carbonato sódico que, luego de humedecerse, tiene la propiedad de endurecerse fuertemente al secarse. En tiempos modernos, esta particularidad solo ha sido detectada en las cenizas del volcán Oldoenyo Lengai, ubicado a 90 km al norte de Laetoli.



Figura 5. Pisadas fósiles de homínidos en Laetoli

Al parecer, el episodio duró pocas semanas entre el final de la estación seca y el comienzo de las lluvias. Una vez depositada sobre el suelo la capa de cenizas mencionada, cayeron algunos chubascos breves. Grandes gotas quedaron impresas, pero llovió lo justo para humedecer la capa de cenizas y permitir que quedara registrado todo ser vivo que transitó por allí. Luego, la capa de ceniza se endureció y conservó así miles de huellas de animales de la zona.

Por su contenido en biotita, que es un mineral potásico, la ceniza de origen volcánico existente en las capas de Laetoli pudo ser sometida a la técnica de potasio argón, que determinó que las pisadas tenían entre 3,59 y 3,77 Ma. También la bioestratigrafía confirma esa datación por cuanto se encontraron pisadas de *Hipparion*, un antiguo caballo que se extinguió hace más de 3 Ma.

En 1977, Timothy White (n.1950), por entonces un joven paleoantropólogo que había trabajado con Mary Leakey en Laetoli, alertó a Johanson acerca de la semejanza que había observado entre los fósiles de este sitio con los de Hadar. Esto llevó a ambos investigadores a preguntarse si

ambas colecciones representarían el mismo tipo de homínido o si, por el contrario, se trataba de dos especies diferentes. En consecuencia, y con el propósito de responder a dicho interrogante, deciden efectuar un estudio detallado de todas las piezas disponibles.

Hacia 1979, Johanson concluyó que, efectivamente, Laetoli compartía características con los fósiles de Hadar, por lo que, aún a pesar de la distancia entre ambos sitios (unos 1.600 km), ambas poblaciones debían formar parte del mismo género *Australopithecus* y la misma especie, pero una especie diferente a las conocidas ya que, en este caso, el conjunto de los restos mostraba rasgos más arcaicos, más primitivos. Así fue como surgió el nombre de *afarensis* para designarla (por el desierto de Afar, zona donde fueron encontrados los fósiles de Etiopía). Actualmente se coincide en general en ubicar a la especie *Australopithecus afarensis* entre los 3,9 y 3 Ma.

Según Johanson y White, *Australopithecus afarensis* presenta un esqueleto poscraneal primitivo, tanto en tamaño como en sus proporciones. De acuerdo con una reconstrucción efectuada por Peter Schmidt en 1983, el tórax tiene forma de campana o embudo como en los chimpancés o gorilas, en lugar de forma de tonel o barril como en los humanos. Los brazos siguen siendo relativamente largos y las piernas cortas y las falanges de los dedos, tanto de las manos como de los pies, presentan una curvatura. El conjunto de estos rasgos lleva a pensar que habrían tenido, al mismo tiempo que postura bípeda, habilidad suficiente para trepar y colgarse de las ramas de los árboles. En este sentido, el *Australopithecus afarensis* parece haber vivido en un hábitat intermedio entre un paisaje de sabana fresca y una selva húmeda.

En cuanto a las diferencias existentes en el seno de cada población, Hadar y Laetoli, Johanson y White la atribuyeron a un marcado dimorfismo sexual, considerando que aunque la amplitud de las variaciones es importante, no superaba el límite de las observadas en el presente dentro de los gorilas y también entre los orangutanes. De esta manera, dentro de la población, Lucy estaba situada en el extremo inferior entre los especímenes adultos: medía poco menos de 1,20 m de altura y probablemente pesaba unos 30 kg y en el extremo superior había individuos de una estatura de 1,35 ó 1,40 m y de un peso de unos 45 kg.

Tiempo después, a partir de la década del noventa, se encontrarían nuevos restos de *A. afarensis*. Así, en enero de 1992, se descubriría el cráneo casi completo de un macho con mandíbula prominente, mejillas anchas y músculos fuertes y a fines del 2000 el investigador etíope Zeresenay

Alemseged de la Academia de Ciencias de California, el esqueleto de Selam (término que significa "paz" en amhárico, idioma oficial en el norte y centro de Etiopía), una niña de unos 3 años en el sitio de Dikika, en el noreste de Etiopía, a unos 10 km de donde había sido encontrada Lucy. Aunque ha sido datada en 3.3 Ma, es decir una antigüedad mayor que la registrada por Lucy, el resto es conocido comúnmente bajo la expresión "la hija de Lucy" (Wong, 2007). En 2010, y a doscientos metros del esqueleto de la niña se encontraron dos huesos de herbívoros con marcas de corte. De inmediato, algunos autores supusieron que dichas marcas habían sido efectuadas con instrumentos líticos de esa antigüedad y por lo tanto afines al *Australopithecus afarensis*. Sin embargo, el investigador español Manuel Domínguez – Rodrigo desechó tal posibilidad al advertir que las marcas eran producto del pisoteo de los huesos por parte de otros animales.

De acuerdo con una opinión expresada por entonces por Donald Johanson y Tim White, el *Australopithecus afarensis* constituía probablemente un punto de partida de dos líneas evolutivas: por un lado, la serie continuaba con australopitecos gráciles y luego robustos y, por el otro, con la línea de *Homo* (*habilis, erectus y sapiens*, sucesivamente). Más recientemente, el anatomista israelí Yoel Rak y sus colaboradores han considerado que *Australopithecus afarensis* habría derivado hacia la línea de los parántropos del este africano. Por otra parte, el hallazgo de un australopiteco más antiguo que *afarensis*, el *Australopithecus anamensis* (que se verá a continuación) también ha contribuido a modificar el esquema original Johanson-White.

b. AUSTRALOPITHECUS ANAMENSIS

En 1995, el equipo de Meave Leakey, del Museo Nacional de Kenia y esposa de Richard (hijo de Louis y Mary Leakey, ya mencionados anteriormente) encontró restos fósiles en los yacimientos de Allia Bay y Kanapoi, al sureste y suroeste del Lago Turkana respectivamente, consistentes en una mandíbula, parte de la cara y fragmentos del antebrazo y una tibia (unos cuarenta fragmentos en total). Ese mismo año, Meave, conjuntamente con Frank Brown y Craig Feibel deciden denominar a la nueva especie con el nombre de *Australopithecus anamensis* (la expresión "anam" significa "lago" en lenguaje turkanés), cuya antigüedad se estima entre 4,2 y 3,9 Ma (Leakey et al. 1995).

La mandíbula de *A. anamensis* es muy primitiva ya que se acerca más a la forma en U como en los chimpancés que a la forma en V como en los australopitecos posteriores. Sus caninos son fuertes y altos y sus molares son grandes y están recubiertos por una gruesa capa de esmalte, lo cual

es indicativo de la ingesta de productos vegetales duros, como granos y frutos secos, que requerían una masticación más profunda. La fauna fósil asociada sugiere un ambiente forestal más abierto, más seco o bien una sabana arbolada con agua. Hay colobos (propios de ambientes forestales) y antílopes, pero también otras especies más propias de medios abiertos.

A diferencia de los chimpancés, quienes poseen un hoyo oval profundo en la parte inferior del húmero, donde encaja el cúbito, para aumentar la firmeza de la articulación del codo y de esta manera posibilitar el típico desplazamiento sobre nudillos, *Australopithecus anamensis* y los humanos modernos no presentan este carácter. Ello es indicativo, por lo tanto, que *A. anamensis* no se desplazaba sobre nudillos.

De particular interés es el análisis de la tibia, casi completa, por su papel relevante en la bipedestación. Efectivamente, la tibia de un bípedo se distingue claramente de la tibia de un animal cuadrúpedo. En los chimpancés, la parte alta de la tibia tiene forma de T, mientras que en *A. anamensis*, de manera similar a lo que se observa en los humanos modernos, el extremo superior es ancho por tener más tejido esponjoso, lo que permite absorber los esfuerzos propios de los seres bípedos. Por otra parte, el filo delantero que muestra la tibia de *A. anamensis* constituye un indicio claro de postura bípeda.

Es posible que *Australopithecus anamensis* derive de *Ardipithecus ramidus* y a su vez sea el ancestro del *Australopithecus afarensis.*

c. AUSTRALOPITHECUS BAHRELGHAZALI

Hasta 1995 todos los hallazgos de australopitecos habían sido efectuados en el sur y en el este del continente africano. Pero ese año, un equipo dirigido por Michel Brunet, de la Universidad de Poitiers, Francia, anunciaba el hallazgo, en Koro Toro, en la región de Bahr el Ghazal (en árabe significa "río de las gacelas") en Chad, de restos fósiles consistentes en un fragmento anterior de mandíbula con siete dientes: un incisivo, dos caninos (uno de cada lado) y cuatro premolares (dos de cada lado). Si bien en un primer momento se adscribió la mandíbula al *Australopithecus afarensis*, al año siguiente Brunet y sus colegas, basándose en que la morfología de la sínfisis mandibular era indicativa de un rostro menos prognato que el de *A. afarensis*, decidieron bautizar al nuevo ejemplar con el nombre de *Australopithecus bahrelghazali*. El resto fue apodado "Abel" en honor a Abel Brillanceau, geólogo amigo de Brunet que falleció después de contraer paludismo en una campaña en

Camerún. Se trata del más occidental de todos los australopitecos encontrados hasta el presente (Brunet et al. 1996).

El análisis del maxilar y los dientes reveló que todos los premolares de *A. bahrelgazali* tienen tres raíces, lo cual es un rasgo primitivo. Por otra parte, dichos premolares muestran una superficie masticatoria mayor, fenómeno que se conoce como "molarización de los premolares". Este rasgo, junto al hecho de que el esmalte dentario es grueso lleva a pensar que debían moler suficientemente el alimento vegetal antes de ingerirlo. Por lo que se sabe, el ambiente en que vivió parece comprender una variedad de medios del tipo de los bosques galería y sabanas arboladas con zonas abiertas y áreas lacustres. En cuanto a su antigüedad, los análisis de correlación faunística han permitido establecer una edad de entre 3,5 y 3 Ma.

Como consecuencia de que con este hallazgo se ampliaba la extensión del género *Australopithecus* al mismo centro de África, una atractiva propuesta que había sido formulada en 1983 por el paleontólogo francés Yves Coppens y que contaba con cierto consenso (la denominada *"East Side Story"*; "historia del margen oriental") sin duda perdió fuerza. Es que, según Coppens, la formación del Valle del Rift (gran grieta o fisura que, partiendo desde el sur de Turquía, pasa por Israel, cruza el Mar Rojo e ingresa en el continente africano por Etiopía, descendiendo por Kenia y Tanzania hacia el sur hasta llegar a la desembocadura del río Zambeze, en Mozambique, con un recorrido total de unos 8.000 km.) había separado en dos a una única especie viviente en el área (fenómeno de especiación alopátrica), dejando a los antecesores de los gorilas y chimpancés actuales en el lado occidental de la falla y a los homínidos en el lado oriental (Coppens, 2000; Coppens y Picq, 2004). Pero el hallazgo del *A. bahrelgazali* a 2.500 km al oeste del valle del Rift no hizo más que confirmar la presencia de australopitecos, es decir homínidos, muy lejos de África oriental.

d. AUSTRALOPITHECUS GARHI

En 1997, el estadounidense Tim White, de la Universidad de California, en Berkeley, el etíope Berhane Asfaw y un equipo de 40 científicos, encontraron, en Bouri (en la zona del Middle Awash etíope) fragmentos de un cráneo y un maxilar con su dentición que bautizaron con el nombre de *Australopithecus garhi* ("garhi" significa "sorpresa" en lengua afar). Un fémur izquierdo y un húmero, radio y cúbito derecho y otros fragmentos fueron descubiertos en las campañas de 1996-1998. El conjunto fue descrito en 1999.

El *Australopithecus garhi* se caracteriza por poseer premolares y molares anchos (por encima del resto de los australopitecos) y una morfología craneal primitiva, con presencia de cresta sagital y prognatismo subnasal. La capacidad cerebral fue medida por Ralph Holloway en 450 cm^3 y la antigüedad del fósil fue precisada en 2,5 Ma. (potasio-argón, paleomagnetismo y bioestratigrafía). En general, la colección faunística asociada con *A. garhi* indica la presencia de un amplio margen lacustre con aguas dulces y poco profundas.

Intentando una comparación de la longitud de las extremidades en chimpancés, humanos modernos y *Australopithecus garhi*, cabe señalar que en los chimpancés, el húmero, radio y cúbito (huesos de los miembros anteriores) y el fémur, tienen aproximadamente la misma longitud. En cambio, aunque en los humanos modernos el húmero es prácticamente de la misma longitud, los huesos del antebrazo se han acortado y el fémur se ha hecho más largo que el húmero. En cuanto a *A. garhi*, el fémur ya se ha alargado en relación al miembro superior, como en *Homo sapiens*, pero todavía tiene el antebrazo largo respecto del húmero, un carácter asociado a la vida arborícola. Los restos de Bouri presentan una proporción humana entre fémur y tibia (son largos) y una proporción de tipo simio entre antebrazo y brazo.

Una cuestión controvertida, sin duda alguna, es el hallazgo, a unos doscientos metros de los restos de *A. garhi*, y en el mismo nivel estratigráfico, de numerosos fragmentos óseos de mamíferos herbívoros que presentan claramente marcas de corte y aún fracturación para acceder al tuétano. En este caso se trataría de las pruebas más antiguas de marcas hechas por homínidos, aunque no podemos estar completamente seguros de quienes fueron sus autores. Complica aún más el análisis el hecho de que no se encontraron instrumentos líticos asociados y los más cercanos y de época contemporánea se hallan en el Valle del Gona, a menos de 100 km al norte de Bouri y datados en 2,5 Ma. Asfaw, Heinzelin y colaboradores, atribuyen los instrumentos, de tipo olduvaiense, a *A. garhi*, porque es el único homínido presente en la región por entonces (Asfaw et al.) Si así fuera, aunque es preciso aclarar que no hay consenso sobre el tema a la fecha, el *Australopithecus garhi* pondría en duda la exclusividad de *Homo* en la fabricación de herramientas.

e. AUSTRALOPITHECUS SEDIBA

A partir de agosto de 2008, en una cueva en el sitio de Malapa, a 50 km al noroeste de Johannesburgo, en Sudáfrica, el equipo de Lee Berger, de la Universidad de Witwatersrand, encontró restos fósiles pertenecientes a una mujer adulta de entre 20 y 30 años y de un adolescente de unos 12 años, ambos con una estatura un poco menor de 1,30 m. El anuncio del descubrimiento y el informe correspondiente, elaborado por Berger y su equipo, fue publicado en la revista norteamericana *Science*, en abril de 2010 (Berger et al. 2010).

Convencido de que se trataba de una especie diferente de las ya conocidas, Berger bautizó el conjunto de los restos con el nombre de *Australopithecus sediba*, término que significa “fuente”, “origen” en lengua sesotho, porque Berger cree que *Australopithecus sediba* desciende de *Australopithecus africanus* y podría, por ser el *Australopithecus* más cercano a los primeros *Homo*, constituir su punto de partida. Sin embargo, la técnica del uranio aplicada sobre una roca que cubría los fósiles, arrojó la cifra de entre 1,97 y 1,78 Ma y ello significa que se trataría de una forma demasiado tardía para ser el ancestro de *Homo*.

Luego de cuatro años, desde 2008 a 2012, se encontraron en total unos 220 fragmentos óseos, que representan a cinco individuos. La investigación, llevada a cabo por cien especialistas de distintos países, se dio a conocer hace poco tiempo, en abril de 2013. Además de los dos cráneos descubiertos durante 2010, el equipo de Berger recuperó una mano derecha casi completa, un pie y una pelvis. Los huesos están especialmente bien preservados porque esos individuos se habrían caído en una cueva profunda, en la que un sedimento fosilizó sus huesos en pocas semanas. Las rocas sobre la cueva se fueron erosionando y los restos quedaron en la superficie.

En general, *Australopithecus sediba* presenta una curiosa mezcla de rasgos. Su capacidad cerebral es de unos 420 cm3, un tamaño similar al cerebro de un chimpancé. Pero su mandíbula y su dentadura recuerdan más a la humana que a la de los simios. Su tórax tenía forma de campana, como la de los primates que viven en árboles, y no de barril, como la de los humanos que corren por el suelo. Pero su columna vertebral ya tenía una estructura similar a la humana, con el mismo número de vértebras lumbares y la misma curvatura en la parte inferior de la espalda. Hombros, tórax y brazos estaban diseñados para ser ágiles por las ramas, pero sus piernas y su pelvis ya estaban adaptadas a la marcha bípeda. En cuanto a la mano, el *Australopithecus sediba* presenta, como otros homínidos,

dedos curvos, suficientemente largos y resistentes como para poder trepar árboles, aunque posee un pulgar largo y fuerte que lo acerca a los humanos.

Recientemente, un estudio de las vértebras llevado a cabo por Ella Been y un análisis del maxilar inferior efectuado por Yoel Rak, ambos de la Universidad de Tel Aviv, podrían demostrar que la mezcla de rasgos observada en los restos se debería a la presencia de dos géneros de homínidos diferentes en Malapa: un *Australopithecus* y un *Homo* temprano.

f. Australopithecus sp. *("Little Foot")*

En 1994 el antropólogo británico Ronald J. Clarke identificó cuatro huesecillos del pie de un homínido en cajas de huesos provenientes de las cuevas de Sterkfontein. Si bien su número de serie es StW 573, el conjunto de huesecillos es más conocido por su sobrenombre "Little Foot" (Pie Pequeño). En base a las características que presenta, se interpreta que el pie estaba habilitado para caminar de manera bípeda, aunque según sus descubridores poseía un dedo gordo oponible que le pudo ayudar a agarrarse firmemente de las ramas (Tobias, 1997).

En 1997, Clarke buscó y encontró más huesos, al parecer del mismo individuo, en bolsas que se tenían guardadas. Uno de los fragmentos de una tibia tenía una rotura causada al ser separada del resto del cuerpo, durante la extracción. Con tal motivo, sus asistentes volvieron al sitio de hallazgo y no solo encontraron la parte faltante sino además un cráneo completo con su mandíbula articulada y otros huesos de las extremidades. Finalmente, en 1998, Clarke hizo el anuncio del hallazgo de un esqueleto muy completo que no sería para él de un *A. africanus* ni de un *A. afarensis* sino de una nueva especie, aún no determinada, motivo por el cual se lo identifica momentáneamente como *Australopithecus* sp. (sp. "especie indeterminada").

La compleja geología de Sterkfontein dificulta una datación precisa y este dato sin duda es vital para ubicar al fósil dentro del contexto evolutivo. Basándose en sus rasgos anatómicos Clarke había considerado inicialmente una antigüedad de 3 Ma. Luego la técnica del paleomagnetismo arrojó 3,3 Ma. Pero en 2006 análisis de los estratos calcáreos que rodean a los fósiles determinaron la edad de entre 2,2 y 1,5 Ma (Clarke, 2001). Finalmente, Ron Clarke le encomendó al especialista Laurent Bruxelles ocuparse del tema de la datación. Los resultados obtenidos, en base a rigurosos análisis estratigráficos que constan en un muy reciente trabajo, concluyen que la edad de "Little Foot" no es

menor de 3 Ma (Bruxelles et al., 2014). Si esta datación resultare confirmada, el fósil podría ser considerado como otro posible ancestro de *Homo*.

4. A MODO DE CONCLUSIÓN

La diversidad de formas de australopitecos y parántropos que hemos descrito, nueve especies en total y una aún indeterminada, hace más compleja la cuestión referida a los probables vínculos evolutivos existentes entre sí y en particular en relación con el género *Homo*. Ciertamente, complican aún más el panorama hallazgos como el llevado a cabo en 2012 por Yohannes Haile Selassie en Woranso Mille, en el afar etíope, consistente en ocho huesos de la parte delantera de un pie derecho, datado en 3,4 Ma., los cuales revelan una curiosa combinación de caracteres adaptados a la vida en los árboles y a la vida en el suelo. En efecto, el dedo gordo del pie es corto y divergente lo cual lo habilita para agarrarse de las ramas de los árboles pero disminuye la eficiencia del desplazamiento en tierra comparado con el pie de Lucy que tenía el dedo gordo alineado, es decir junto a los demás dedos. Este hecho estaría demostrando que hace entre 4 y 3 Ma habrían existido diferentes formas de locomoción y que esa situación duró más tiempo de lo que hasta ahora se pensaba.

De todas maneras y a pesar de las dificultades, heos intentado esbozar, en cada caso, las varias ideas expresadas al respecto. No por repetida ha perdido validez la expresión que siempre se suele utilizar en cuanto a que “se necesitan más hallazgos para entender mejor los que ya tenemos”. Lo único seguro por el momento es que, a partir de los 2,5 Ma, y sin perjuicio de la permanencia por un tiempo más de algunos australopitecos, un nuevo género de homínido hará su aparición: el género *Homo*. Y éste será el tema del próximo capítulo.

AGRADECIMIENTOS

Al colega y querido amigo Dr. Eustoquio Molina, catedrático de Paleontología de la Universidad de Zaragoza, España. Sus sugerencias permitieron mejorar el texto del presente capítulo.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Asfaw B. et al. 1999. *Australopithecus garhi.* A new species of early hominid from Ethiopia. *Science*, 284:629 - 635.

Berger L. R. et al. 2010. *Australopithecus sediba*: A New Species of *Homo*-Like Australopith from South África. *Science* 328: 195 – 204.

Brunet, M. et al. 1996. *Australopithecus bahrelghazali* une nouvelle espèce d' Hominidé ancien de la région de Koro Toro (Tchad). *Comptes Rendus de la Académie de Sciences de Paris* 322: 907- 913.

Bruxelles L. et al. 2014. Stratigraphic análisis of the Sterkfontein StW 573 Australopithecus skeleton and Implications for its age. *Journal of Human Evolution* Vol. 70: 36 – 48.

Clarke R. 2001. Nuevos géneros de fósiles. *Mundo Científico* 228: 24 - 28.

Coppens Y. 2000. Una historia del origen de los homínidos. *Investigación y Ciencia* Temas 19: 8 – 15.

Coppens Y. y Picq P. 2004. *Los orígenes de la humanidad. De la aparición de la vida al hombre moderno*. Tomo 1. Editorial Espasa-Forum.

Hay R. y Leakey M. 1982. Las pisadas fósiles de Laetoli. *Investigación y Ciencia* 67, 16 - 25.

Johanson D. y Edey M. 1982. *Lucy. El primer antepasado del hombre*. Editorial Planeta. Barcelona.

Johanson D. 2000. Cara a cara con la familia de Lucy. *National Geographic España*. Edición Especial *Los orígenes del hombre* p. 16 - 37.

Leakey et al. 1995. New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature* 376: 565 -571.

Tobias Ph. V. 1997. El descubrimiento de *Little Foot* y la luz que proporciona sobre cómo los homínidos se volvieron bípedos. *Ludus Vitalis* Volumen 5 N º 8, 11 – 33.

Wong K. 2007. La hija de Lucy. *Investigación y Ciencia* 365, 22-29.

LECTURAS GENERALES RECOMENDADAS

Agustí J. y Otros. 2000. *Antes de Lucy. El agujero negro de la evolución humana*. Tusquets Editores Colección Metatemas N º 62. Barcelona, España.

Arsuaga J.L. y Martínez I. 1999. *La especie elegida.* Ediciones Temas de Hoy. Madrid.

Bacon A. M. 2000. Los Australopitecos. *Investigación y Ciencia. Temas 19* p. 16 - 20.

Boyd R. y Silk J. B. 2004. *Cómo evolucionaron los humanos.* Editorial Ariel Ciencia. Barcelona, 2ªedición.

Carbonell E. (Coordinador) 2005. *Homínidos: las primeras ocupaciones de los continentes*. Editorial Arel. Barcelona

Cela Conde C. J. y Ayala F. J. 2001. *Senderos de la evolución humana*. Editorial Alianza Ensayo N º 188.

Cela Conde C. J. y Ayala F. J. 2013. *Evolución humana. El camino hacia nuestra especie*. Alianza Editorial. Madrid.

Haile Selasssie Y. 2001. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, 412: 178-181.

Leakey M. y Walker A. 1997. Antiguos fósiles de homínidos en África. *Investigación y Ciencia* 251: 70 75.

Leakey R. y Lewin R. 1994. *Nuestros orígenes*. Ediciones Crítica. 1º edición. Barcelona.

Lewin r. 1989. *La interpretación de los fósiles*. Editorial planeta. Buenos aires

Lewin r. 1993. *Evolución humana*. Biblioteca científica salvat n º 23. Editorial salvat. Barcelona.

Reader j. 1982. *Eslabones perdidos. En busca del hombre primigenio* (en especial capítulos 4, 6, 7, 11 y 12). Fondo educativo interamericano.

Senut b. 1984. Australopitecos en los árboles. *Mundo científico* 39, 836-837.

White t. D. 1983. Los australopitecinos. *Mundo Científico* 21: 18 - 31.

CAPÍTULO 15. EL GÉNERO *HOMO.*

FELIPE MARTÍNEZ LATRACH[1]

[1]Pontificia Universidad Católica de Chile. fmartinezl@uc.cl

Este capítulo presenta una descripción sobre el estado del arte y debate actual respecto al origen y evolución de nuestro género. El género *Homo* abarca un conjunto de especies tempranas transicionales, arcaicas o pre-modernas y nuestra propia especie *Homo sapiens*. Durante el Pleistoceno, diferentes especies de *Homo* temprano y pre-moderno habitaron África y Eurasia. La evolución del género se caracteriza por presiones selectivas y cambios en la ontogenia que propician la encefalización y retracción facial, junto con un desarrollo social y cultural complejo. El capítulo tiene como objetivo abordar las siguientes preguntas: ¿Cómo y dónde se origina el género *Homo*? ¿Cómo se distribuyen cronológica y geográficamente las especies del género? ¿Cuáles son las principales hipótesis filogenéticas? ¿Cómo evolucionan los principales rasgos biológicos y conductuales? ¿Cuándo y cómo emergen los humanos anatómicamente modernos? El capítulo discute las evidencias fósiles y arqueológicas más significativas, así como los avances recientes en paleogenómica.

1. TAXONOMÍA GENERAL DE LAS ESPECIES *HOMO*

El género *Homo* fue introducido originalmente por Carlos Linneo en 1758 para acomodar a los humanos modernos, *Homo sapiens*, dentro de su sistema de clasificación biológica. Desde entonces diversos grupos de homininos extintos han sido añadidos al género, ampliando su definición y generando debate en cuanto a las características que lo definen y las especies que lo componen. El número de especies comprendidas dentro del género *Homo* depende del tipo de aproximación taxonómica utilizada. Actualmente, se reconocen al menos ocho especies fósiles: *Homo neanderthalensis*, *Homo floresiensis*, *Homo heidelbergensis*, *Homo antecessor*, *Homo erectus*, *Homo ergaster*, *Homo habilis* y *Homo rudolfensis* (Wood y Baker, 2011; Figura 1).

La taxonomía del género no está exenta de discrepancias entre los especialistas. Muestra de ello es que algunos investigadores agrupan los especímenes y especies de diferente manera. Por ejemplo, hay quienes sugieren agrupar *H. habilis* y *H. rudolfensis* en un solo taxón, mientras que otros

proponen agrupar a ambos dentro de *H. erectus*. También hay quienes desconocen el estatus de especie de *H. ergaster* y *H.* antecesor, y prefieren considerarlos dentro de *H. erectus* y *H. heidelbergensis* respectivamente. En parte, las diferencias en la nomenclatura se deben a que los modelos taxonómicos se construyen sobre un registro fósil incompleto. A medida que se descubren nuevos especímenes, los modelos deben ser revisados. En ocasiones, esto obliga a modificar los agrupamientos taxonómicos de consenso transitorio. Por este motivo, la terminología del género *Homo* ha sufrido diversas transformaciones y es de esperar que siga cambiando a medida que el registro fósil hominino crece.

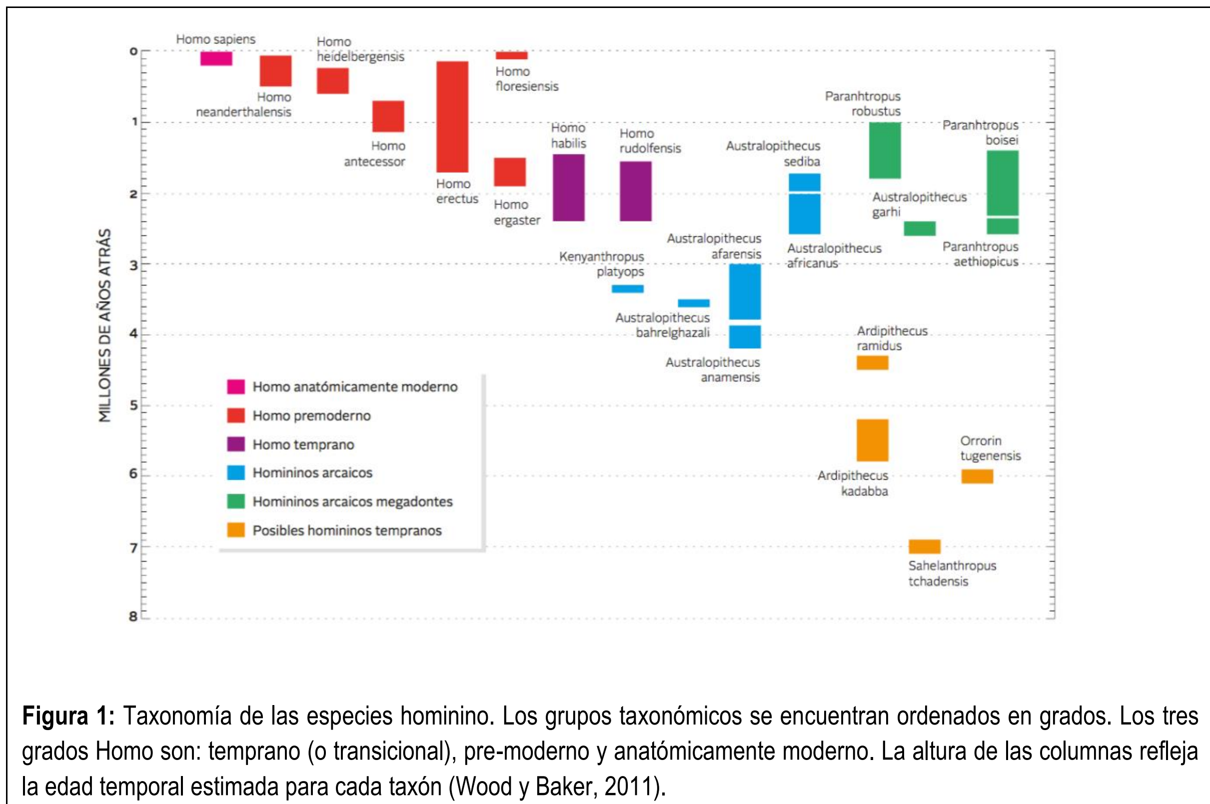


Figura 1: Taxonomía de las especies hominino. Los grupos taxonómicos se encuentran ordenados en grados. Los tres grados Homo son: temprano (o transicional), pre-moderno y anatómicamente moderno. La altura de las columnas refleja la edad temporal estimada para cada taxón (Wood y Baker, 2011).

2. ORIGEN DEL GÉNERO HOMO

El origen del género *Homo* es ampliamente debatido. Su antepasado directo es hasta ahora desconocido y diversos candidatos han sido propuestos como posibles ancestros, entre ellos: *Australopithecus africanus* (Dart, 1925), *Australopithecus afarensis* (Johanson y White, 1979), *Australopithecus garhi* (Asfaw et al., 1999), *Australopithecus sediba* (Berger et al., 2011) y *Kenyanthropus platyops* (Leakey et al., 2001).

Los fósiles más tempranos atribuidos al género *Homo* provienen del triángulo de Afar al norte de Etiopia y corresponden a los restos parciales de una mandíbula encontrada en el área de Ledi-Geraru, fechada en 2,8 millones de años (MA) de antigüedad y sin determinación de especie (Villmoare et al., 2015); y un maxilar parcial encontrado en la formación de Hadar, fechado en 2,33 MA y asignado sin consenso generalizado a *Homo habilis* (Kimbel et al., 1997). Ambos especímenes presentan rasgos australopitecinos primitivos combinados con morfología derivada propia de *Homo*. Hasta no contar con más evidencia fósil, muchos de los aspectos relacionados con la aparición del género son conjeturales (Lieberman, 2011). Sin embargo, existe consenso entre los paleoantropólogos de que *Homo* evolucionó a partir de alguna especie australopitecina entre 2 y 3 MA atrás (Lieberman, 2011; Wood, 2011) o incluso entre 2,4 y 3 MA (Bobe y Leakey, 2009; Kimbel, 2009; White, 2013).

3. HOMO TEMPRANO

a. HOMO HABILIS

La definición original de *Homo habilis* se remonta a 1964, cuando Louis Leakey, Phillip Tobias y John Napier (Leakey et al., 1964) proponen el nombre "hombre hábil" para designar a un conjunto de fósiles provenientes de sedimentos de las Capas I y II inferiores de la Garganta de Olduvai (Olduvai Gorge) en el Gran Valle del Rift, Tanzania, y que se encontraban indirectamente asociados a tecnología lítica olduvayense. Entre estos fósiles se encuentra el espécimen OH 7, el cual constituye el espécimen tipo para la especie. OH 7 tiene una edad geológica estimada de 1,84 MA y comprende restos juveniles de una mandíbula, parietales y huesos de la mano. Otros especímenes relevantes de *Homo habilis* son KNM-ER 1805 y KNM-ER 1813 provenientes de Koobi Fora, Kenia; Stw 53 proveniente de Sterkfontein y SK 847 proveniente de Swartkrans, ambos en Sudáfrica.

La estimación del tamaño endocraneano de *Homo habilis* alcanza en algunos casos los 600 cc aunque la mayoría es más cercano a 550cc. *Homo habilis* presenta dentición post-canina de tamaño reducido en comparación a las especies australopitecinas. La propuesta de *Homo habilis* fue un punto

de inflexión en la paleoantropología, ya que hasta entonces los fósiles humanos más antiguos conocidos eran aquellos de *Homo erectus* provenientes de Asia. El anuncio de *Homo habilis* cambió la búsqueda de los primeros seres humanos desde Asia a África (Wood, 2014). De este modo, hacia 1970 la taxonomía de especies *Homo* adquiere su configuración clásica que incluye a *H. habilis* como un grupo taxonómico basal o transicional.

Homo habilis es considerado por la mayoría de los especialistas como uno de los primeros miembros del género y el ancestro más probable de *H. ergaster/erectus* (Tobias, 1991; Strait y Grine, 2004; Lieberman, 2001). No obstante, la ancestría habilina de *ergaster/erectus* ha sido cuestionada sobre la base del considerable solapamiento temporal entre ambos taxones (Spoor et al., 2007). A pesar de lo anterior, si suponemos una transición desde *Australopithecus* a *Homo,* ésta debió haber involucrado una fase de tipo habilina (Lieberman, 2011). Aunque *H. erectus* y *H. habilis* coexistieron de manera simpátrica en la región del Lago Turkana (Figura 2) durante medio millón de años, no podemos descartar que *H. erectus* se desarrollara a partir de *H. habilis* en otra zona geográfica de África, y que Turkana haya sido un lugar de contacto secundario entre los dos taxa (Spoor et al., 2007).

b. HOMO RUDOLFENSIS

En 1973 ocurre el descubrimiento del cráneo KNM-1470 aportando una posible nueva especie al género *Homo*. Se trata de un cráneo de tamaño cerebral cercano a los 750 cc, con un rostro medio más ancho que el rostro superior, mandíbula grande y robusta, y dentición post-canina de gran tamaño (megadontia). La adaptación megadóntica de *H. rudolfensis* contrasta con la ampliación cerebral relativa que comparte con *H. habilis*. Por décadas, el único fósil asignado con seguridad a *rudolfensis* fue KNM-ER 1470, lo cual volvía dudosa su validez taxonómica. Recién en el año 2012 se publican hallazgos provenientes de Ileret, Kenya, con nuevos restos cráneo-faciales compatibles con *Homo rudolfensis* (Leakey et al., 2012).

A pesar de los nuevos descubrimientos, persiste una importante confusión filogenética entre *habilis* y *rudolfensis*, producto de la dificultad de reconocer homoplasia en la morfología craneal (Lieberman et al., 1996) y la ausencia de material poscraneal asignable a *rudolfensis*. Por este motivo, algunos investigadores prefieren utilizar una denominación amplia de *H. habilis* (*sensu lato*) para abarcar dentro de ese grupo a *H. rudolfensis*, asemejando la situación original antes de que *H. rudolfensis* fuese propuesto (Wood, 1992). En resumen, los especímenes fósiles atribuidos a *Homo* temprano (*habilis* y *rudolfensis*) exhiben un mosaico de características que hacen difícil una definición

taxonómica consensuada. Así, el origen de la radiación de *Homo* temprano es problemática y su posición filogenética aún es discutida (Foley, 2002).

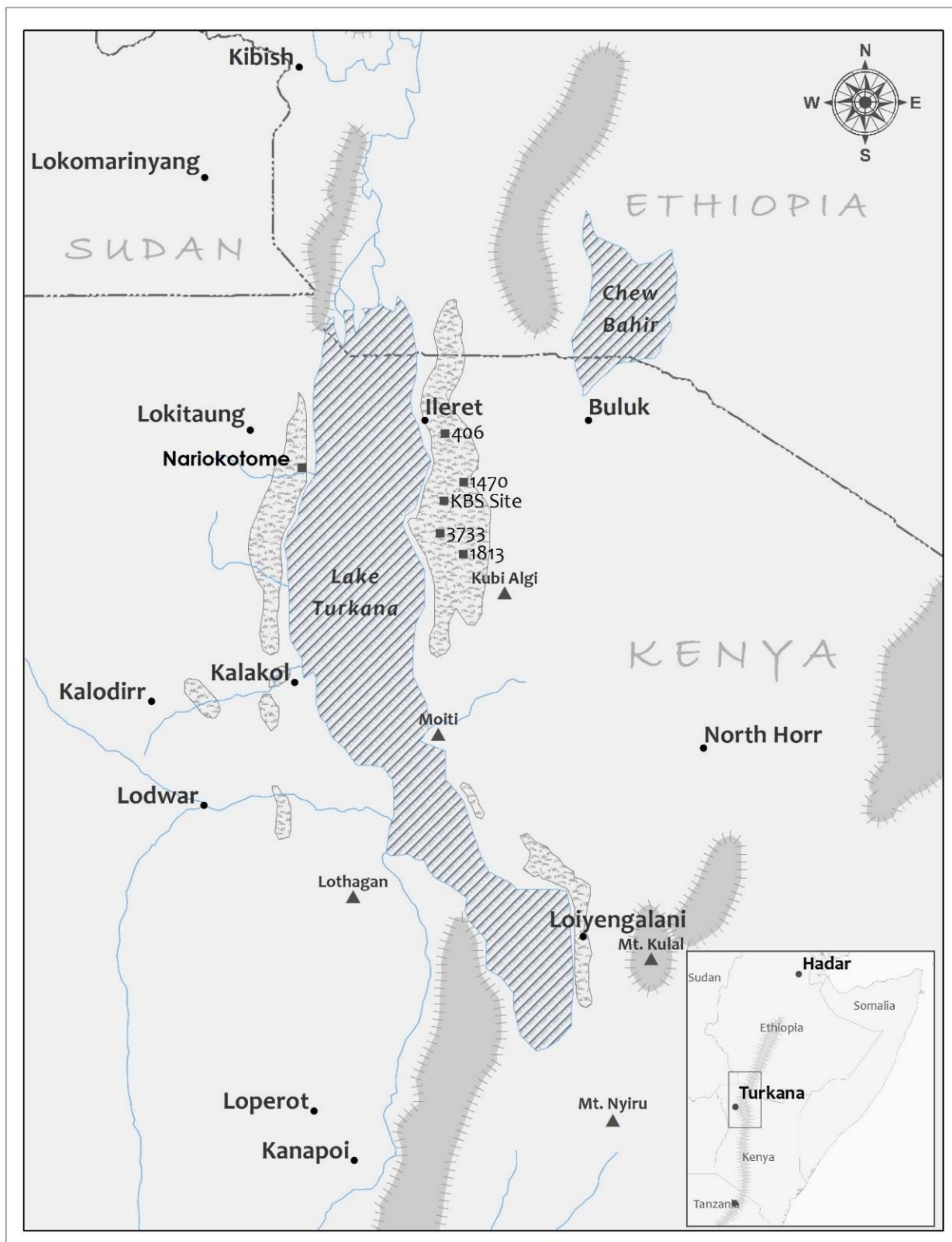


Figura 2: Mapa de la región del Lago Turkana y su contexto geográfico situado en el Gran Valle del Rift. Se indican los sitios de hallazgo de KNM-ER 406 (Paranthropus boisei), 1470 (Homo rudolfensis), 1813 (Homo habilis) y 3733 (Homo ergaster) en Koobi Fora, y KNM-WT 15000 (Niño de Turkana, Homo ergaster) en Nariokotome. Además se indica el emplazamiento de Kibish en Etiopia de donde proviene el fósil Omo-Kibish 1. Modificado a partir de Morell 1996.

c. Consideraciones sobre el estatus de Homo temprano

Homo sapiens constituye la especie tipo del género *Homo*. Por lo tanto, nuestra comprensión de las especies extintas o paleo-especies adscritas a *Homo* depende en gran medida de la importancia con la cual ponderamos las características biológicas de nuestra propia especie. Esto implica que cualquier taxón fósil adscrito a *Homo* debe presentar rasgos más próximos a los humanos modernos que a cualquier especie australopitecina. Tal situación no reviste problemas para especies *Homo* pre-modernas tales como *H. ergaster* en adelante. Sin embargo, las especies tempranas o transicionales no cumplen completamente con esta condición (Wood y Collard, 1999; Antón, 2012).

Mientras la mayoría de los investigadores ven a *Homo habilis* como la primera especie de nuestro género, hay quienes ven a *habilis* y *rudolfensis* más cercanos a *Australopithecus* y por lo tanto fuera de *Homo*. De impugnarse el lugar de *habilis* y *rudolfensis* dentro de *Homo*, el origen del género se encontraría entonces en el Pleistoceno temprano con la aparición de *H. ergaster*. El debate sobre el estatus de las especies transicionales *habilis* y *rudolfensis* ha perdurado por décadas e introduce importantes preguntas sobre los cambios biológicos que definen el límite entre los géneros *Australopithecus* y *Homo*.

Otra estrategia para definir a *Homo* es preguntarse desde qué momento se inicia el camino de la humanidad (Wood y Baker, 2011). Esta aproximación coincide intuitivamente con una de las preguntas más frecuentes entre estudiantes de paleoantropología: ¿A partir de qué momento evolutivo podemos definir como humanos a las especies extintas de nuestro linaje? La respuesta no es del todo clara dado que los rasgos anatómicos y conductuales distintivos de nuestro género no surgen en un evento acotado, sino que la mayoría de ellos evolucionaron en mosaico durante más de dos millones de años. A pesar de los inconvenientes mencionados, hallazgos fósiles recientes y nuevas técnicas de análisis sugieren que las primeras especies *Homo* difieren de *Australopithecus* principalmente por su mayor tamaño cerebral y corporal (Antón, 2012).

4. Consideraciones sobre el modelo de evolución del género Homo

Hasta la década de los setenta predominaba una visión unilineal de evolución del linaje humano, denominada "*modelo de una sola especie*" (Wolpoff, 1968, 1971). Esta hipótesis anagenética planteaba que solo podía existir una especie de hominino sincrónica producto de exclusión competitiva. Es decir, dos especies de hominino no podían ocupar de manera estable un mismo nicho

ecológico. Así, se suponía que una vez adquirida la cultura, expresada en el registro mediante tecnología lítica, sólo una especie de hominino podía haberse desarrollado y mantenido. El modelo de especie única se impuso hasta el descubrimiento de un cráneo bien conservado de *Homo ergaster* con fechas entre 1,78 y 1,65 MA, proveniente del sector 104 de la región de Koobi Fora, Turkana (espécimen KNM-ER 3733, Figuras 2 y 3). En sedimentos correlacionados del sector 10 de Koobi Fora, había sido encontrado pocos años antes un cráneo completo de *Paranthropus boisei* (KNM-ER 407) con fecha 1,7 MA (Leakey y Walker, 1976). Con ambos descubrimientos se demostraba por primera vez que dos especies de hominінos habían coexistido, echando por tierra el modelo de especie única (Figura 2), lejano al antiguo modelo de evolución unilineal (Wood, 2011). Descubrimientos recientes han llevado a considerar que el origen de nuestro género obedece a un proceso de radiación adaptativa. El registro paleoantropológico actual del Este de África muestra que hasta tres especies *Homo* pudieron coexistir durante el Plio-Pleistoceno: *H*. *habilis*, *rudolfensis* y *ergaster* (Leakey et al., 2012; Figura 2). Este patrón ramificado explica la diversidad de adaptaciones morfológicas que exhiben las especies tempranas de *Homo*.

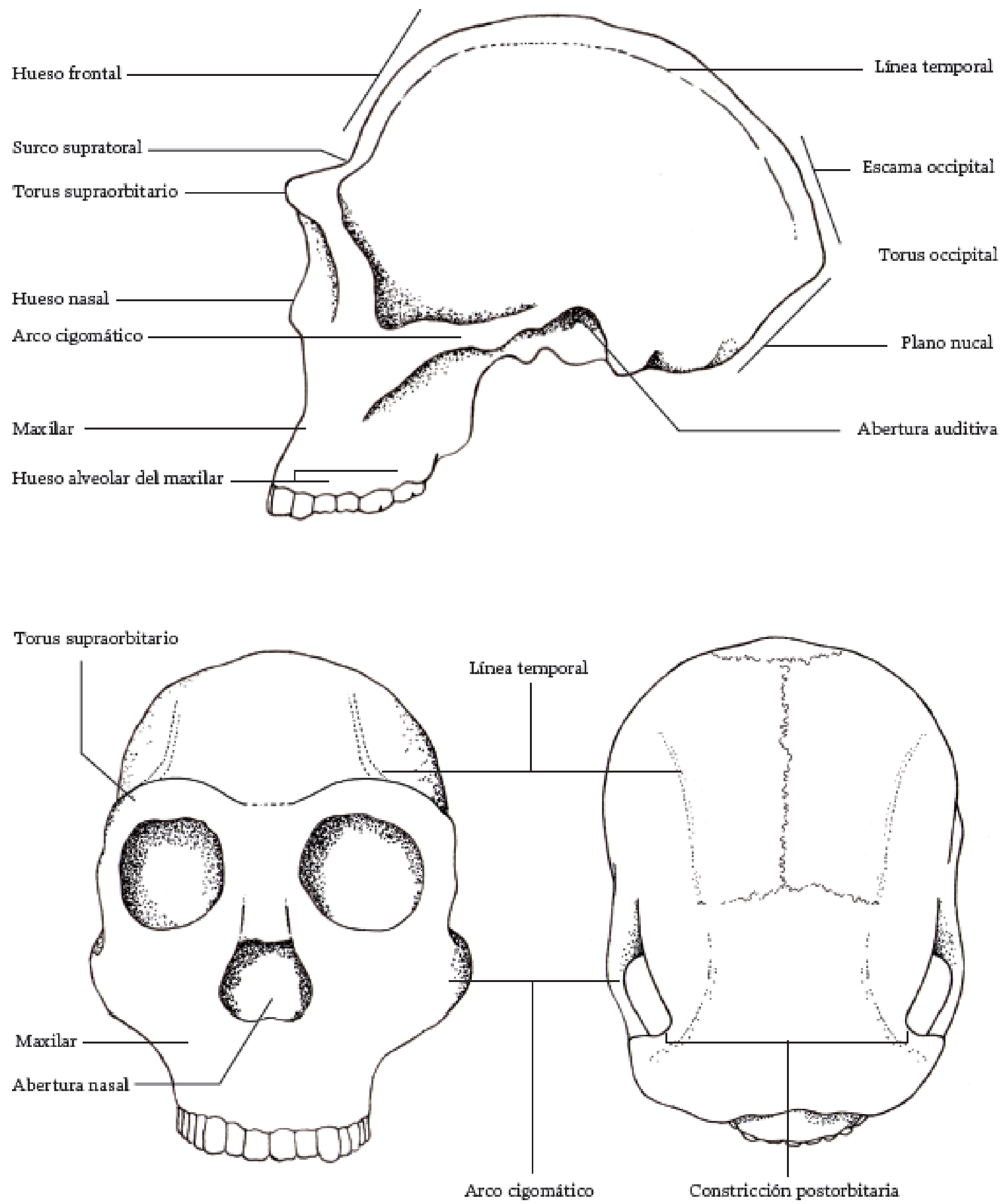


Figura 3: *Cráneo KNM-ER 3733, proveniente de Koobi Fora, lado este del Lago Turkana, Kenia. Capacidad endocraneal estimada: 848 cc. Edad geológica: 1,78 MA. Redibujado a partir de Klein, 2009.*

5. HOMO PRE-MODERNO

a. HOMO ERGASTER

Homo ergaster comprende fósiles datados entre 1,85 y 1,2 MA provenientes principalmente de África. Los principales especímenes corresponden a KNM-ER 3733 (Figura 3), KNM-ER 3883, KNM-ER 1808, KNM-WT 15000, y SK 847 (Klein, 2009). *Homo ergaster* se asocia frecuentemente a herramientas líticas del tipo achelense, por lo que se asume un estilo de vida en bandas de cazadores-recolectores. En cambio, el conjunto de fósiles fuera de África asignados a *H. ergaster* y provenientes de Dmanisi, Georgia, sólo se asocian a tecnología olduvayense. Los fósiles de Dmanisi atestiguan la primera salida de África realizada por *Homo ergaster* hace 1,85 MA (Figura 4).

Homo ergaster presenta rasgos morfológicos que permiten situarlo como un miembro seguro de nuestro linaje. La bóveda craneal de *H. ergaster* es relativamente alta en comparación a las especies *Homo* transicionales, posee un tamaño endocraneano de 800 cc, su rostro es relativamente pequeño, presenta menor prognatismo facial, exhibe disminución del tamaño mandibular y de la dentición post-canina, así como un menor número de raíces premolares superiores. Aun así, *Homo ergaster* retiene rasgos de homininos tempranos: posee un marcado estrechamiento detrás de las órbitas en el surco supratoral y la constricción postorbitaria, su hueso frontal se inclina en retroceso y no posee barbilla o mentón en su mandíbula. Algunos rasgos derivados propios de *H. ergaster* son: torus supraorbitario pronunciado, torus occipital horizontal en la parte posterior del cráneo y hueso nasal proyectado (Figura 3).

El hallazgo de un esqueleto juvenil (KNM-WT 15000) fechado entre 1,6 y 1,5 MA en Nariokotome al oeste del Lago Turkana (Figura 2) ha permitido conocer la morfología poscraneal de *H. ergaster* y estudiarla desde el punto de vista de su ontogenia. El esqueleto del niño de Turkana se encuentra casi completo y sólo faltan sus manos y pies. Sus brazos relativamente cortos y sus piernas largas lo asemejan al patrón post-esqueletal de los humanos modernos. Es decir, el plan corporal humano se encuentra relativamente establecido en comparación con especies de hominino previas.

El niño de Turkana fue descrito inicialmente de 12 años de edad según el cierre de sus epífisis en los huesos largos. Pero su edad dental ha sido estimada entre 8 a 9 años. Esta discrepancia implica un ritmo de crecimiento corporal más rápido y menos prolongado en comparación a humanos modernos, pero más lento y prolongado que *Australopithecus*. Tal patrón podría indicar el origen de los cambios que llevaron a nuestro crecimiento lento y prolongado.

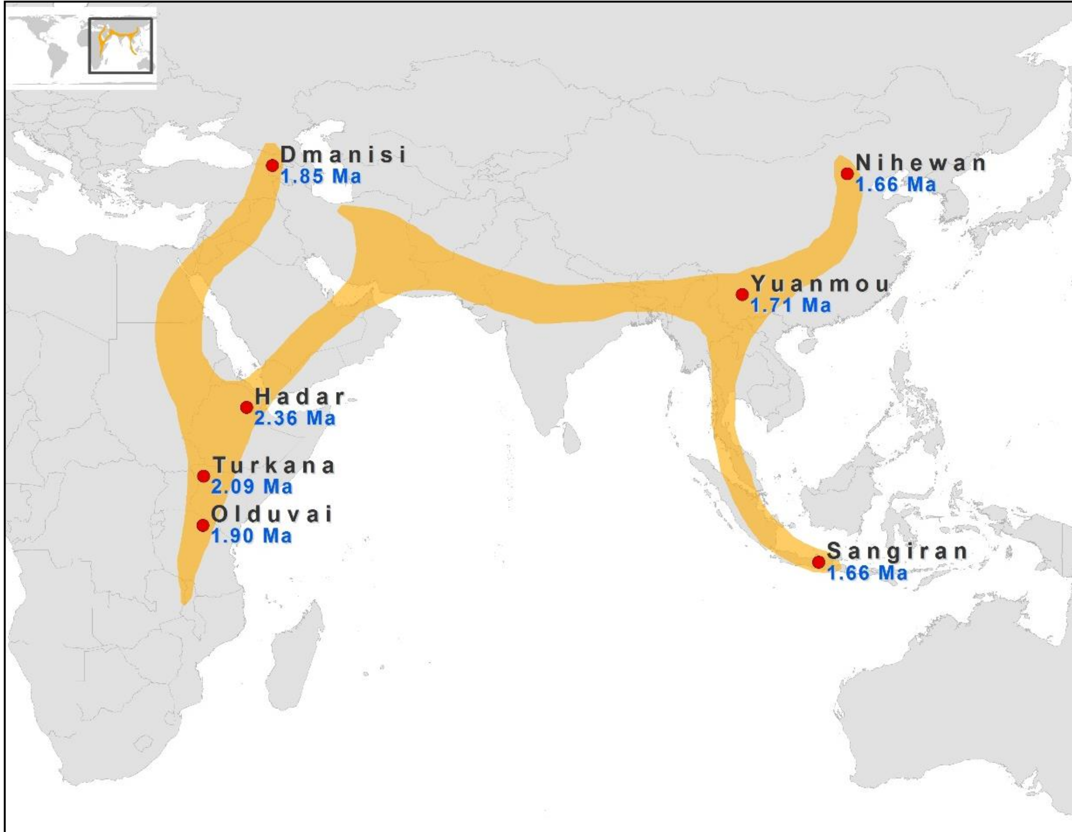


Figura 4: *Sitios tempranos Homo y dispersión fuera de África. El sitio Nihewan (China) presenta miles de artefactos, entre ellos núcleos pequeños y lascas, pero no se encuentran restos fósiles Homo. Yuanmou (China) presenta sólo dos incisivos de características similares a H. erectus, pero sin ocurrencia de artefactos. Redibujado a partir de Antón et al., 2014.*

La evolución de un crecimiento lento y prolongado pudo estar relacionada con un mayor grado de interacción social y aculturación. El aumento de la mediación cultural y la construcción de nicho a través de tecnología y factores sociales (ej. compartir alimentos) serían esenciales para amortiguar las fluctuaciones de las condiciones climáticas, reducir la presión de depredación, el riesgo de mortalidad extrínseca y asegurar mayor disponibilidad de alimentos. Aunque la influencia de estos factores sociales sólo pueden ser inferidos, existen indicios de que diversos aspectos de la cooperación social se relacionan al aumento del tamaño del cerebro y la cognición en Primates (Dunbar, 1998). Es posible que, en nuestros ancestros, el cuidado cooperativo de los hijos haya sido importante para proporcionar recursos adicionales a la madre y facilitar el destete temprano acortando los intervalos entre nacimientos y aumentando la fertilidad general. De otro modo, el costo energético

de un cerebro más grande y la mayor dependencia durante los primeros años de vida producto del crecimiento más lento, no habrían permitido tasas de reproducción suficientes para mantener un número poblacional crítico (Antón et al., 2014).

La mantención de cerebros más grandes requiere un consumo alto de energía total, lo cual supone mayor ingesta calórica, pero también puede implicar la reducción de asignación de energía a otras funciones. Acorde a esto, la anatomía torácica-abdominal de *H*. *ergaster*, la cual aún es en forma de barril pero menos pronunciada, sugiere el comienzo de la reducción en tamaño del sistema digestivo de *Homo*. Otros factores como la adiposidad de los neonatos y su altricialidad también pueden haber sido claves para mantener un cerebro de mayor tamaño en la ontogenia temprana. No cabe duda que el aumento del tamaño cerebral comienza de manera sostenida a partir de *H. ergaster* y que por lo tanto sus poblaciones alcanzaron un mayor control del riesgo de mortalidad así como un aumento de la suficiencia nutricional (Antón et al., 2014).

b. HOMO ERECTUS

Según el agrupamiento taxonómico que se utilice, *Homo ergaster* es considerado una crono-especie temprana de *Homo erectus* (Asfaw et al., 2002). Al no existir consenso al respecto, dos acepciones de *H*. *erectus* son aceptadas: una en sentido amplio y otra en sentido restringido. *Homo erectus* en su definición amplia (*sensu lato*) incluye a aquellos fósiles provenientes de Asia y a aquellos fósiles *H*. *ergaster* provenientes de África; éstos últimos presentan una morfología más primitiva que la de *erectus* en Asia. La variabilidad geográfica (Figura 4) y morfológica de *H*. *erectus sensu lato* es considerable al igual que su rango temporal desde 1,8 a 0.1 MA Por otra parte, *Homo erectus* en su definición restringida (*sensu stricto*) incluye solamente a los fósiles provenientes de Asia. También hay quienes ven a ambos grupos como variaciones regionales o subespecies, así la denominación "*H*. *erectus* africano temprano" sería sinónimo de *H*. *ergaster*. Por lo general, *Homo erectus* se asocia a tecnología lítica achelense.

La manera en que se conforma históricamente *Homo erectus* permite entender su diversidad. Durante la primera mitad del siglo XX, la síntesis de diversos géneros dentro de *Homo erectus* fue clave para ampliar la definición de *Homo*, dando cabida a especímenes fósiles cada vez más alejados de *Homo sapiens* en cuanto a profundidad temporal y morfología (Wood, 2011). En 1940, Franz Weindenreich propone trasladar dentro de *Homo* dos hipodigmas previamente conocidos. Estos eran: *Pithecanthropus erectus*, definido en base a los restos descubiertos en 1891 por Eugene Dubois en Trinil, Java (Dubois, 1894), y *Sinanthropus pekinensis* (u Hombre de Pekín), que agrupaba los restos

provenientes de Zhoukoudian (Lower Cave), en China (Black, 1927). A la unificación de Pithecanthropus y Sinanthropus dentro de *Homo erectus* se agregaron los especímenes de Sangiran (Figura 4) provenientes de Java, Indonesia, los cuales hasta entonces eran designados como *Meganthropus* (Koenigswald, 1941) y transferidos a *Homo erectus* por Mayr (1944); la mandíbula SK15 encontrada en Swartkrans, Sudáfrica, hasta entonces designada como *Telanthropus* (Broom y Robinson, 1949) y transferida a *Homo erectus* por Robinson (1961); y tres mandíbulas y fragmentos craneales encontrados en Tighenif, Algeria, denominados como *Atlanthropus* por Arambourg (1955) y transferidos a *Homo erectus* por Le Gros Clark (1964). Anteriormente, en 1933, *Homo soloensis* había sido incluido en el género *Homo* en base a tres cráneos provenientes de Ngadong, Java (Oppenoorth, 1932). Actualmente los cráneos de Ngadong son considerados una subespecie dentro de *Homo erectus* (Schwartz y Tattersall, 2003).

La diversidad morfológica de *Homo erectus sensu stricto* es de todas formas considerable. Su rango de volumen endocraneal varía desde 800 cc hasta 1250 cc (Lieberman, 2011). Su bóveda craneal es relativamente baja, la base del cráneo es ancha, sus dientes son de menor tamaño que *H. habilis* y posee complejidad de las raíces premolares. Posee un torus supraorbital pronunciado, torus angular y torus sagital. El perfil sagital del hueso occipital es angulado, con presencia de torus occipital pronunciado. Las tablas interna y externas son gruesas. El hueso cortical del pos-cráneo es grueso. Sus huesos largos son robustos, las diáfisis del fémur y la tibia están aplanados de anterior a posterior en comparación a otras especies *Homo*. De igual forma, los elementos del post-cráneo son consistentes con postura bípeda habitual y bipedalismo obligado de largo rango (Wood, 2011).

c. Homo heidelbergensis

Homo heidelbergensis agrupa un conjunto de fósiles pre-modernos provenientes de África, Europa y el oeste de Asia durante el Pleistoceno medio, en un rango aproximado entre 0,8 y 0,2 MA *Homo heidelbergensis* fue una especie diversa y de gran rango geográfico que probablemente dio origen a *H. neanderthalensis* en Eurasia y *H. sapiens* en África. Al igual que *Homo erectus*, *Homo heidelbergensis* se asocia a tecnología lítica achelense.

La inclusión original de *H. heidelbergensis* al género ocurre en base a la mandíbula de Mauer, proveniente de Alemania (Schoetensack, 1908). La mandíbula de Mauer exhibe rasgos primitivos tales como ausencia de mentón, rama mandibular ancho, y sínfisis mandibular profunda antero-posteriormente. Pero además combina proporciones dentales modernas, incluyendo caninos

reducidos. En 1921 se descubre el cráneo Kabwe 1 (Broken Hill), en Zambia (Woodward, 1921). Kabwe es el primer fósil *Homo* en ser descubierto en África (Figura 5a). El espécimen fue asignado a una nueva especie: *Homo rhodesiensis*. Hoy en día, la mayoría de los investigadores atribuyen Kabwe a *Homo heidelbergensis*, entendiendo a *rhodesiensis* como la versión africana de *heidelbergensis* si a éste último se le considera restringido a Europa. Kabwe posee ciertos rasgos que lo asemejan a *H. erectus*: una bóveda craneana baja, torus supraorbital y arcos superciliares grandes, ensanchamiento del tercio medio del rostro, quilla sagital y torus occipital. Por otra parte, Kabwe se asemeja a los humanos modernos por poseer un rostro menos prognático que *erectus* y cerebro más grande (1.250 cc). Otros especímenes importantes adscritos a *H*. heidelergensis son: Arago (Francia), Bodo (Etiopia), Ndutu (Tanzania), Petralona (Grecia), Swanscombe (Inglaterra) y el conjunto de restos fósiles de 28 individuos provenientes de la Sima de los Huesos en Atapuerca (España).

d. HOMO ANTECESSOR

Homo antecessor es el taxón hominino más antiguo encontrado en Europa y consta de fragmentos fósiles provenientes de Gran Dolina, en la Sierra de Atapuerca, España (Bermúdez de Castro et al., 1997). Los fechados señalan una antigüedad de 0,8 MA e incluso hasta 1,2 MA si se consideran los restos encontrados en otra de las cuevas de Atapuera llamada Trinchera del Elefante (Bermúdez de Castro et al., 2011). Los restos más relevantes de Gran Dolina corresponden a un individuo sub-adulto con una edad estimada de muerte entre 10 y 11 años y medio: mandíbula, dientes aislados y una porción maxilar (ATD6-69), entre otros. A partir de dichos restos se interpreta que *Homo antecessor* combina por una parte una morfología moderna en su cara (fosa canina, ángulo cigomático-alveolar agudo y morfología nasal) y por otra parte una morfología dental primitiva semejante a *H. ergaster*. Sin embargo, la principal crítica para reconocer a *Homo antecessor* como un taxón válido apunta a que los fragmentos fósiles corresponden a un individuo morfológicamente inmaduro y por lo tanto la morfología facial observada es resultado del desarrollo ontogenético incompleto. De ser así, *antecessor* representaría una forma tardía de *H. erectus* o transitoria entre *H. erectus* y *H. heidelbergensis* (Stringer, 2002).

e. HOMO NEANDERTHALENSIS

La primera inclusión de un taxón fósil dentro del género fue la de *Homo neanderthalensis* (King, 1864) en base a restos craneales y pos-craneales encontrados en el Valle de Neander en Alemania, en 1856. Descubrimientos posteriores permitieron establecer un rango de variación morfológica y

geográfica para definir a la especie, entre estos descubrimientos destacan: Gibraltar (Forbes' Quarry), Bélgica (La Naulette y Spy), Moravia (Sipka), Croacia (Krapina), Francia (Malarnaud, La Chapelle-aux-Saints, Le Moustier, La Ferrassie , La Quina), Italia (Saccopastore y Monte Circeo), Crimea (Kiik-Koba), Israel (Amud, Kebara y Tabún), Iraq (Shanidar), entre otros (Figura 5b). Los restos fósiles neandertales se asocian consistentemente a tecnología lítica musteriense, aunque al entrar en contacto con Homo *sapiens* en Europa su tecnología lítica cambia.

Algunos de los rasgos distintivos autopomórficos de *Homo neanderthalensis* son: gran capacidad cerebral (1.600 cc promedio), hueso frontal inclinando y no vertical como en *H*. *sapiens*, rebordes supraciliares grandes y marcadamente redondeados, rostro medio proyectado hacia delante, pómulos sobresalientes, procesos mastoides pequeños, y en la parte posterior del cráneo presenta fosa supra-iniaca y un achatamiento sobresaliente en el occipital ("occipital bun"). Su mandíbula posee un cuerpo mandibular largo, espacio retro-molar y agujero mandibular asimétrico. En la dentadura presenta incisivos en forma de pala, morfología oclusal en molares y premolares, y alta incidencia de taurodontismo (el cuerpo de la cámara de la pulpa del diente se amplía verticalmente a expensas de las raíces). El post-cráneo presenta clavículas de gran tamaño, surco de inserción del músculo teres menor extendido en la superficie dorsal de la escápula, fosa infraespinosa grande, rama del hueso del pubis alargado y delgado, y articulaciones en general de gran tamaño (Wood, 2011).

Es probable que hace medio millón de años, los humanos pre-modernos del oeste de Eurasia ancestrales a neandertal (*H*. heidelbergensis) se hayan separado de los grupos en África y Asia oriental, iniciando la divergencia de la morfología craneal, mandibular y dental que más tarde diferenciaría a los neandertales. La extensión de su divergencia morfológica en un corto período de tiempo es notable. El aislamiento geográfico y la deriva génica probablemente jugaron un papel clave en dicho proceso de diferenciación.

f. Homo floresiensis

Homo floresiensis es una de las especies más enigmáticas del género *Homo*. Fue recientemente descrito en 2004 a partir de restos descubiertos en la cueva Liang Bua, Isla de Flores, Indonesia. El conjunto consta de más de 100 restos fósiles representando cerca de 10 individuos. El espécimen LB1 representa un esqueleto parcial de un individuo adulto, el más completo y único que conserva el cráneo. La principal característica de *Homo floresiensis* es su reducido tamaño corporal con apenas un metro de altura, un peso estimado entre 25 y 30 Kg. y un cerebro muy pequeño de

apenas 417 cc. En virtud de estos rasgos morfológicos primitivos exhibidos por *Homo floresiensis*, la especie ha sido interpretada como una población descendiente de las primeras migraciones de *Homo* pre-moderno o transicional, y que al volverse endémica sufrió un proceso de reducción del tamaño corporal, posibilitado quizá producto de presiones selectivas asociadas al ecosistema isleño. Las fechas cronológicas de *Homo floresiensis* son de apenas 74 mil a 17 mil años atrás, es decir, *Homo floresiensis* pudo coexistir con *Homo sapiens* en la Isla de Flores. Sin embargo, otros investigadores piensan que LB1 es simplemente un individuo con algún tipo de enfermedad del desarrollo o microcefalia (Wood, 2011).

6. Homo sapiens

a. Características generales

Nuestra especie, *Homo sapiens*, es notable tanto en la distribución geográfica como la diversidad de condiciones ecológicas que ocupa. La mayoría de las especializaciones evolutivas que permiten a los humanos modernos explotar una gama tan amplia de ambientes fueron desarrolladas durante la evolución de nuestro género. Somos primates bípedos obligados, con un *hallux* en aducción y planta del pie arqueada. La relación del largo de nuestros brazos y nuestras piernas, entre otras características del esqueleto post-craneal, nos permite un desplazamiento bípedo eficiente. Junto a esto, nuestro sistema de termorregulación nos otorga resistencia para correr distancias largas. Contamos con manos de proporciones únicas y con un pulgar robusto que nos permite precisión y destreza en la manipulación de objetos. Durante la evolución de nuestro género desarrollamos tecnología lítica y control del fuego. Tenemos un rostro pequeño en relación al resto de la cabeza. Nuestros dientes son pequeños y especialmente nuestros caninos superiores son reducidos en tamaño y sin dimorfismo sexual. Nuestro cerebro es de gran tamaño relativo al resto del cuerpo, lo cual acrecienta nuestro aprendizaje y memoria. Nuestro tracto vocal es único, y en conjunto con nuestro cerebro nos permite producir lenguaje y cultura. Tenemos un desarrollo ontogenético largo y derivado que permite, entre otras cosas, más tiempo para aprender y socializar, condición esencial para desarrollar una cultura cada vez más compleja y diversa. Éstos y muchos otros rasgos anatómicos y fisiológicos, así como nuestro variado repertorio conductual, incrementan nuestra capacidad de adaptación a diferentes hábitats. La interacción entre nuestra biología y cultura nos entrega flexibilidad conductual y *fitness* adaptativo.

Los fósiles adscritos a *Homo sapiens* (o humanos anatómicamente modernos) se caracterizan principalmente por dos rasgos cráneo-faciales derivados: un neurocráneo en forma de globo con tamaño cerebral promedio de 1400 cc y retracción facial o perfil facial retraído (ortognático). La combinación de neurocráneo globular y rostro ortognático posicionan la cara completamente por debajo de la fosa cerebral anterior. Estas dos características distinguen a los humanos modernos de otras especies *Homo* pre-modernas.

b. ORIGEN DE HOMO SAPIENS

Homo sapiens surge hace tan sólo 200.000 mil años atrás. Los fósiles más antiguos provienen de África: Omo-Kibish 1 proveniente de Etiopia (Figura 2) datado en 195 mil años atrás, Jebhel Irhoud proveniente de Marruecos datado en 160 mil años y Herto (Figura 5c) proveniente de Etiopia datado en 160 mil años. Éstos fósiles presentan una anatomía más robusta que los humanos actuales. Por ejemplo, el fósil de Herto posee un rango de variación morfológica fuera del rango de variación observada en fósiles *H*. *sapiens* subsiguientes. Por esa razón, Herto es reconocido como *Homo sapiens* idaltu, una paleo-subespecie de *Homo sapiens* (White et al., 2003). Los fósiles de *Homo sapiens* subsiguientes presentan una morfología menos robusta y comienzan a ser asociados invariablemente con producción de cultura simbólica. Este es el caso de Skhul y Qafzeh, dos entierros provenientes del Medio Oriente y con fechados cercanos a los 100 mil años de antigüedad.

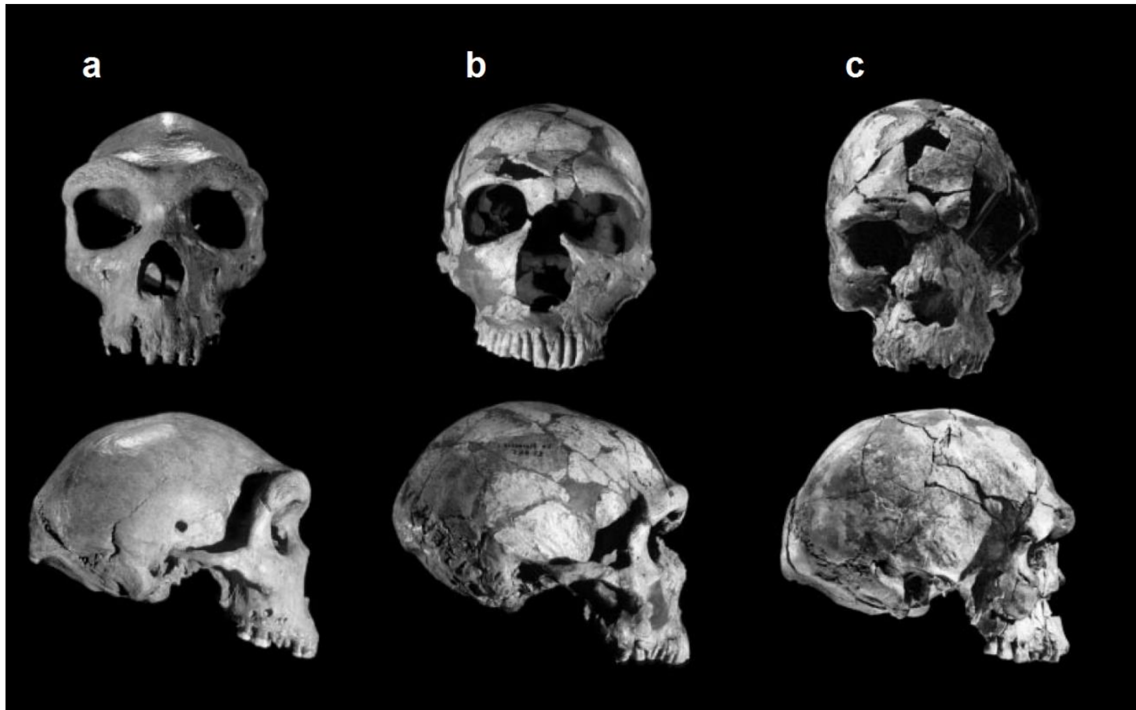


Figura 5: *Vistas lateral y frontal de los cráneos: **a**, Kabwe (Natural History Museum, Londres); **b**, La Ferrassie (Musée de L'Homme, Paris); **c**, Herto (National Museum of Ethiopia). Todos en la misma escala. Reproducido y modificado con permiso a partir de White et al., 2003.*

No existe claridad sobre los eventos de especiación que condujeron a la emergencia de *Homo sapiens*, aunque como señalábamos anteriormente, existe consenso de que *Homo heidelbergensis* es el más probable ancestro de *H. neanderthalensis* en Europa y de *H. sapiens* en África (Rightmire, 2001). Muchos investigadores aceptan la evidencia de ADN mitocondrial que sugiere un proceso de cuello de botella poblacional en los orígenes de *Homo sapiens*. Sin embargo, este modo de especiación todavía no es convincente dado que los tiempos de coalescencia mitocondriales no dicen nada necesariamente acerca de tal cuello de botella en el origen de los humanos modernos (Weaver, 2013).

C. MODELOS DE EVOLUCIÓN Y EVIDENCIA GENÉTICA

La evidencia paleoantropológica y genética sugiere que a medida que los humanos anatómicamente modernos se dispersaron desde África, sus características morfológicas, genéticas y culturales divergieron gradualmente. Este modelo se conoce como "modelo de salida reciente de África" (RAO por su sigla en inglés Recent African Origin). Como todo modelo científico, el modelo RAO es una generalización de procesos poblacionales intrincados y complejos. El modelo RAO ofrece

un ancla conceptual y por lo tanto no se plantea de modo final o acabado, sino que aún debe ser refinado respecto a una gran cantidad de preguntas. Es decir, el modelo RAO nos entrega un fundamento sobre el cual trabajar para responder antiguas y nuevas preguntas. Uno de los refinamientos más recientes del modelo RAO es que la salida de África de poblaciones modernas no conllevó un reemplazo total de las poblaciones pre-modernas que habitaban Eurasia (*Homo erectus* en Asia y *Homo neanderthalensis* en Europa) sino que existió un porcentaje menor de mezcla o hibridación entre poblaciones modernas y pre-modernas fuera de África (Green et al., 2010; Reich et al., 2011; Prüfer et al., 2014). Por ejemplo, actualmente sabemos que las poblaciones humanas fuera de África poseen entre 2 y 4 por ciento de polimorfismos genéticos aportados por *Homo neanderthalensis* mediante un proceso de hibridación o introgresión genética ocurrido aproximadamente entre 37 mil y 86 mil años atrás (Sankararaman et al., 2014). Es probable que este proceso de hibridación haya ocurrido en diversos pulsos (Vernot y Akey, 2014), uno de los cuales ha sido estimado entre 50 mil y 60 mil años atrás (Fu et al., 2014). En cambio las poblaciones al interior de África no poseen contribución de este tipo y por lo tanto no experimentaron episodios de hibridación con los Neandertales (Figura 6).

Además se ha demostrado que algunas variantes genéticas heredadas desde poblaciones pre-modernas resultaron ser funcionalmente útiles para la adaptación a nuevos ambientes en poblaciones modernas. Ejemplos de esto: el caso de poblaciones tibetanas actuales que poseen una adaptación genética para ambientes de hipoxia en altura y que fue traspasado mediante hibridación desde una especie *Homo* arcaica llamada Denisova descubierta exclusivamente por evidencia genómica (Krause et al., 2010; Huerta-Sánchez et al. 2014), el traspaso de un alelo del sistema inmune desde Denisova a población ancestral de Asia y Oceanía (Abi-Rached et al., 2011) o la herencia Neandertal en genes del catabolismo de lípidos en Europeos (Khrameeva et al., 2014). Es predecible la detección de nuevos ejemplos, pero además algunos alelos introducidos no fueron mantenidos en el linaje *H. sapiens* pues entre otras cosas contribuyeron a la esterilidad masculina de los individuos híbridos, reduciendo así la proporción de ancestría Neandertal (Sankararaman et al., 2014).

La detección de ventajas selectivas de alelos provenientes de humanos pre-modernos tiene implicancias para derribar antiguas concepciones simplistas que permanecen en el imaginario, las cuales están fundamentadas en ideas erróneas sobre una supuesta superioridad evolutiva de nuestra especie (y que se alinean a nociones racistas respecto a la variabilidad dentro de nuestra especie). La mayoría de las personas creen que la evolución consiste en una cadena de cambio en donde se ubican

primero los eslabones menos evolucionados y progresivamente se avanza hacia los más evolucionados. Sin embargo esta es una imagen distorsionada. Aunque hace apenas cincuenta años atrás los especialistas creían que la evolución humana seguía una línea progresiva y que los Neandertales ocupaban una fase previa a la nuestra, esta idea se encuentra completamente abandonada hoy en día. No existe una cadena evolutiva sino más bien un patrón de ramificación con una tipología compleja. El extinto linaje Neandertal es paralelo al nuestro y ambos compartimos un ancestro común hace aproximadamente medio millón de años (Green et al., 2010). Luego de un episodio de dispersión geográfica ambos grupos permanecieron aislados, se diferenciaron anatómicamente y se volvieron a encontrar hace ~55 mil años atrás en el Medio Oriente. Hoy contamos con evidencia genómica de hibridación, pero aún existe debate respecto a si *Homo sapiens* y *Homo neanderthalensis* son especies diferentes dentro del género *Homo* o subespecies (Wolpoff, 2009).

Los cambios y refinamientos de los modelos explicativos son comunes a toda disciplina científica. Para llegar a establecer el modelo RAO, la disciplina paleoantropológica debió pasar primero por una fase de contrastación con un modelo anterior. Antes de que Cann, Wilson y Stoneking (1987) publicaran los resultados que mostraban mayor variabilidad del ADN mitocondrial humano en poblaciones de ancestría africana, predominaba un modelo multirregional de evolución humana (Thorne y Wolpoff, 1981). El multirregionalismo era una nueva versión de planteamientos previos (Weidenreich, 1943; Coon, 1962) y sostenía que la migración inicial de *Homo erectus* desde África ocurrida entre 2 y 1,8 MA (Antón et al., 2014; Figura 4) constituía el punto de partida para el establecimiento de poblaciones *Homo* pre-modernas regionales que luego darían paso a *Homo sapiens*. Es decir, según el multirregionalismo existiría continuidad temporal desde el Pleistoceno temprano entre poblaciones pre-modernas y poblaciones humanas actuales. Esto implicaba que los humanos modernos surgen no sólo en África, sino también en Europa y Asia paralelamente, y que la anatomía moderna de *Homo sapiens* evoluciona de manera simultánea en los tres continentes a partir de antepasados regionales. El balance entre contacto y aislamiento de estas poblaciones regionales era una cuestión clave dentro del modelo. El modelo multirregional planteaba un grado de aislamiento regional elevado manteniendo al mismo tiempo niveles de flujo génico suficientes que no permitieran aislamiento reproductivo total, por lo tanto sin separación de estas unidades poblacionales regionales en especies diferentes (Wolpoff et al., 2000). En conclusión, el modelo multirregional planteaba que la gran profundidad temporal de los linajes regionales humanos, sumado al balance entre aislamiento

regional y flujo génico, tuvieron como resultado que los cúmulos de poblaciones regionales alcanzaran un nivel de diferenciación cercano al de sub-especies biológicas (Mayr, 1996; Wood, 2011).

El modelo multirregional predominó hasta la década de 1980. Una de las predicciones del modelo multirregional era que los niveles de variabilidad genética actual deben ser aproximadamente similares en África y Eurasia. El estudio de Cann, Wilson y Stoneking de 1987 refuta dicha predicción y también entrega una fecha de un orden de magnitud más reciente para el último ancestro en común de las poblaciones modernas. Así se comenzaba a echar por tierra el modelo multirregional. El final definitivo del modelo multirregional ocurre después de un debate de años que cuestionó la metodología de Cann y sus colaboradores. Hasta el día de hoy todos los estudios de genética han replicado sus resultados (Vigilant et al., 1991; Underhill y Kivisild, 2007). Sus dos premisas centrales han sido confirmadas cada vez con mayor grado de resolución a nivel genético: existe mayor diversidad genética en África y la profundidad temporal del último ancestro en común de todas las poblaciones de *Homo sapiens* es aproximadamente doscientos mil años.

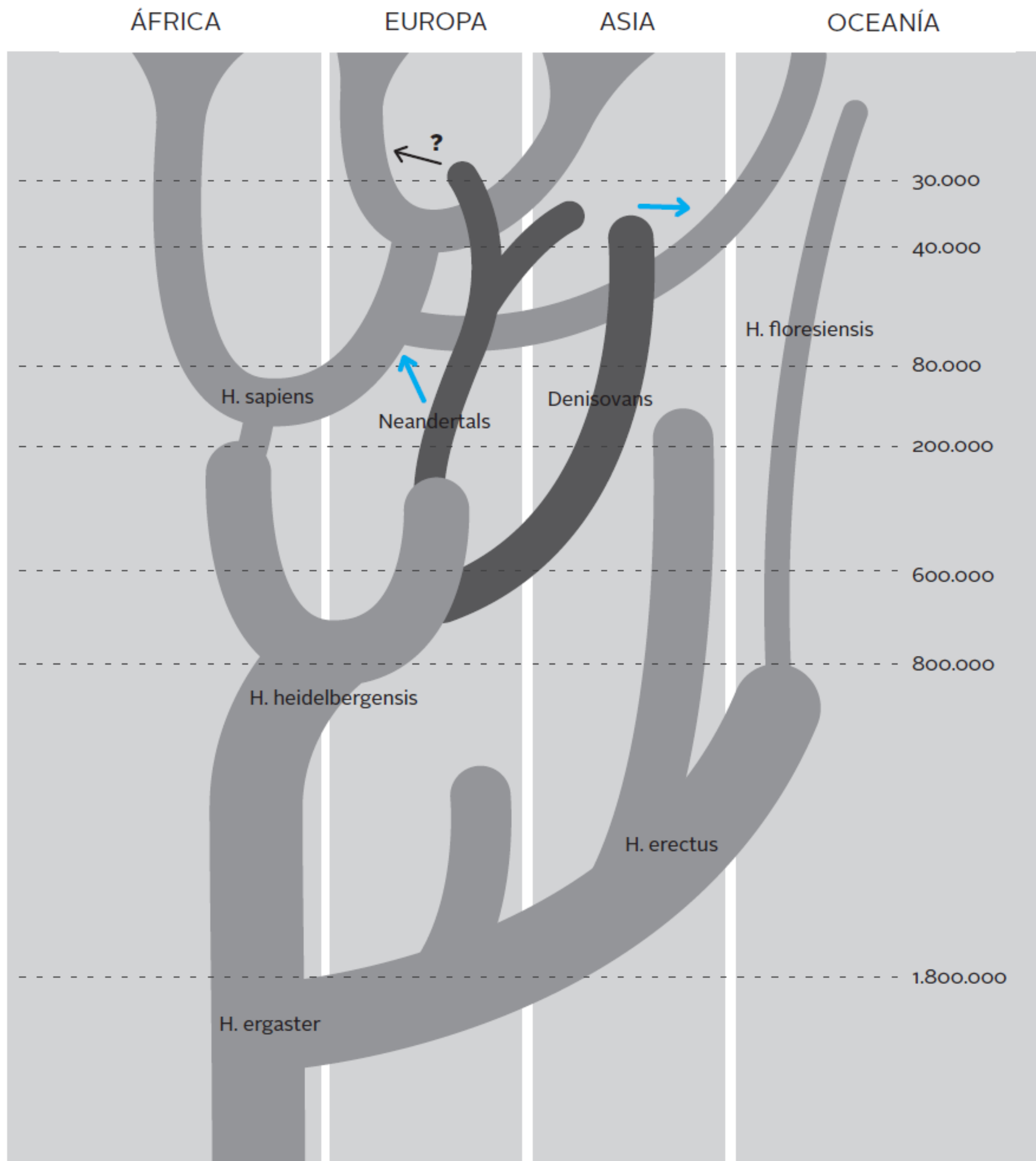


Figura 6: *Relación hipotética entre poblaciones modernas, Neandertales y Denisova. Las dos flechas azules indican evidencia genética de hibridación o introgresión. La flecha negra indica posible flujo génico. Modificado a partir de Lalueza-Fox y Gilbert, 2011.*

BIBLIOGRAFÍA CITADA.

Abi-Rached L, Jobin MJ, Kulkarni S, McWhinnie A, Dalva K, Gragert L, Babrzadeh F, Gharizadeh B, Luo M, Plummer FA, Kimani J, Carrington M, Middleton D, Rajalingam R, Beksac M, Marsh SGE, Maiers M, Guethlein LA, Tavoularis S, Little A-M, Green RE, Norman PJ, Parham P. 2011. The shaping of modern human immune systems by multiregional admixture with archaic humans. Science 334:89–94.

Antón SC. 2012. Early Homo: who, when, and where. Curr Anthropol 53:S278–S298.

Antón SC, Potts R, Aiello LC. 2014. Human evolution. Evolution of early Homo: an integrated biological perspective. Science 345:1236828.

Arambourg C. 1955. A recent discovery in human paleontology: Atlanthropus of Ternifine (Algeria). Am J Phys Anthropol 13:191–201.

Asfaw B, Gilbert WH, Beyene Y, Hart WK, Renne PR, WoldeGabriel G, Vrba ES, White TD. 2002. Remains of Homo erectus from Bouri, Middle Awash, Ethiopia. Nature 416:317–320.

Asfaw B, White T, Lovejoy O, Latimer B, Simpson S, Suwa G. 1999. Australopithecus garhi: a new species of early hominid from Ethiopia. Science 284:629–635.

Berger LR, de Ruiter DJ, Churchill SE, Schmid P, Carlson KJ, Dirks PHGM, Kibii JM. 2010. Australopithecus sediba: a new species of Homo-like australopith from South Africa. Science 328:195–204.

Bermúdez de Castro JM, Martinón-Torres M, Gómez-Robles A, Prado-Simón L, Martín-Francés L, Lapresa M, Olejniczak A, Carbonell E. 2011. Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): a comparative morphological study. J Hum Evol 61:12–25.

Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Carbonell E, Rosas A, Martínez I, Mosquera M. 1997. A hominid from the lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans. Science 276:1392–1395.

Black D. 1927. On a lower molar hominid tooth from Chou-kou-tien deposit. Palaeontologia Sinica 7:1–28.

Bobe R, Leakey MG. 2009. Ecology of Plio-Pleistocene mammals in the Omo—Turkana Basin and the emergence of Homo. In: The first humans – origin and early evolution of the genus Homo. Vertebrate paleobiology and paleoanthropology. Springer Netherlands. p 173–184.

Broom R, Robinson JT. 1949. A new type of fossil man (from Swartkrans). Nature 164:322–323.

Cann RL, Stoneking M, Wilson AC. 1987. Mitochondrial DNA and human evolution. Nature 325:31–36.

Coon C. 1962. The origin of races. New York: Knopf.

Dart R. 1925. Australopithicus africanus: the man-ape from South Africa. Nature 115:195–199.

Dubois E. 1894. Pithecanthropus erectus, eine menschenaehnliche Ubergangsform au Java. Landesdruckerei, Batavia.

Dunbar RIM. 1998. The social brain hypothesis. Evol Anthropol 6:178–190.

Foley R. 2002. Adaptive radiations and dispersals in hominin evolutionary ecology. Evol Anthropol 11:32–37.

Fu Q, Li H, Moorjani P, Jay F, Slepchenko SM, Bondarev AA, Johnson PLF, Aximu-Petri A, Prüfer K, de Filippo C, Meyer M, Zwyns N, Salazar-García DC, Kuzmin YV, Keates SG, Kosintsev PA, Razhev DI, Richards MP, Peristov NV, Lachmann M, Douka K, Higham TFG, Slatkin M, Hublin J-J, Reich D, Kelso J, Viola TB, Pääbo S. 2014. Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia. Nature 514:445–449.

Green RE, Krause J, Briggs AW, Maricic T, Stenzel U, Kircher M, Patterson N, Li H, Zhai W, Fritz MH-Y, Hansen NF, Durand EY, Malaspinas A-S. 2010. A Draft Sequenceofthe Neandertal Genome. Science 328.

Huerta-Sánchez E, Jin X, Asan, Bianba Z, Peter BM, Vinckenbosch N, Liang Y, Yi X, He M, Somel M, Ni P, Wang B, Ou X, Huasang, Luosang J, Cuo ZXP, Li K, Gao G, Yin Y, Wang W, Zhang X, Xu X, Yang H, Li Y, Wang J, Wang J, Nielsen R. 2014. Altitude adaptation in Tibetans caused by introgression of Denisovan-like DNA. Nature 512:194–197.

Johanson DC, White TD. 1979. A systematic assessment of early African hominids. Science 203:321–330.

Khrameeva EE, Bozek K, He L, Yan Z, Jiang X, Wei Y, Tang K, Gelfand MS, Prufer K, Kelso J, Paabo S, Giavalisco P, Lachmann M, Khaitovich P. 2014. Neanderthal ancestry drives evolution of lipid catabolism in contemporary Europeans. Nat Commun 5:3584.

Kimbel WH, Johanson DC, Rak Y. 1997. Systematic assessment of a maxilla of Homo from Hadar, Ethiopia. Am J Phys Anthropol 103:235–262.

Kimbel WH. 2009. The Origin of Homo. In: The first humans – origin and early evolution of the genus Homo. Vertebrate paleobiology and paleoanthropology. Springer Netherlands. p 31–37.

King W. 1864. The reputed fossil man of the Neanderthal. Q J Sci 1:88–97.

Klein RG. 2009. The human career. Human biological and cultural origins. Chicago: University of Chicago Press.

Koenigswald GHR. 1941 (1950). Fossil hominids from the lower Pleistocene of Java. Proceedings of the International Geological Congress 9, London.

Krause J, Fu Q, Good JM, Viola B, Shunkov MV, Derevianko AP, Pääbo S. 2010. The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. Nature 464:894–897.

Lalueza-Fox C, Gilbert MTP. 2011. Paleogenomics of archaic hominins. Curr Biol 21:R1002–9.

Le Gros Clark WE. 1964. The fossil evidence for human evolution: an introduction to the study of paleoanthropology. 2nd edition. Chicago: University of Chicago Press.

Leakey MG, Spoor F, Brown FH, Gathogo PN, Kiarie C, Leakey LN, McDougall I. 2001. New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. Nature 410:433–440.

Leakey MG, Spoor F, Dean MC, Feibel CS, Antón SC, Kiarie C, Leakey LN. 2012. New fossils from Koobi Fora in northern Kenya confirm taxonomic diversity in early Homo. Nature 488:201–204.

Leakey LS, Tobias PV, Napier JR. 1964. A new species of the genus Homo from Olduvai Gorge. Nature 202:7–9.

Leakey RE, Walker AC. 1976. Australopithecus, Homo erectus and the single species hypothesis. Nature 261:572–574.

Lieberman DE. 2001. Another face in our family tree. Nature 410:419–420.

Lieberman DE. 2011. The evolution of the human head. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Lieberman DE, Wood B, Pilbeam DR. 1996. Homoplasy and early Homo: An analysis of the evolutionary relationships of H. habilis sensu stricto and H. rudolfensis. J Hum Evol 30:97–120.

Mayr E. 1944. On the concepts and terminology of vertical subspecies and species. National research council committee and common problems of genetics, paleontology and systematic bulletin 2:11–16.

Mayr E. 1996. What Is a species, and what is not? Philos Sci 63:262–277.

Morell V. 1996. Ancestral passions: the Leakey family and the quest for humankind's beginnings. New York: Touchstone Publisher.

Oppenoorth WFF. 1932. Homo (Javanthropus) soloensis een Plistoceene mensch van Java. Wetenschappelijike Mededeelingen 20:49–74.

Prüfer K, Racimo F, Patterson N, Jay F, Sankararaman S, Sawyer S, Heinze A, Renaud G, Sudmant PH, de Filippo C, Li H, Mallick S, Dannemann M, Fu Q, Kircher M, Kuhlwilm M, Lachmann M, Meyer M, Ongyerth M, Siebauer M, Theunert C, Tandon A, Moorjani P, Pickrell J, Mullikin JC, Vohr SH, Green RE, Hellmann I, Johnson PLF, Blanche H, Cann H, Kitzman JO, Shendure J, Eichler EE, Lein ES, Bakken TE, Golovanova LV, Doronichev VB, Shunkov MV, Derevianko AP, Viola B, Slatkin M, Reich D, Kelso J, Pääbo S. 2014. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. Nature 505:43–49.

Reich D, Patterson N, Kircher M, Delfin F, Nandineni MR, Pugach I, Ko AM-S, Ko Y-C, Jinam TA, Phipps ME, Saitou N, Wollstein A, Kayser M, Pääbo S, Stoneking M. 2011. Denisova admixture and the first modern human dispersals into Southeast Asia and Oceania. Am J Hum Genet 89:516–528.

Rightmire GP. 2001. Patterns of hominid evolution and dispersal in the Middle Pleistocene. Quat Int 75:77–84.

Robinson JT. 1961. The australopithecines and their bearing on the origin of man and of stone tool making. S. Afr. J. Sci. 57, 3–13.

Sankararaman S, Mallick S, Dannemann M, Prüfer K, Kelso J, Pääbo S, Patterson N, Reich D. 2014. The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans. Nature 507:354–357.

Schoetensack O. 1908. Der Unterkiefer des Homo heidelbergensis aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg. Leipzig: W. Engelmann.

Schwartz JH, Tattersall I. 2003. The human fossil record, volume 2. New York: Wiley-Liss.

Spoor F, Leakey MG, Gathogo PN, Brown FH, Antón SC, McDougall I, Kiarie C, Manthi FK, Leakey LN. 2007. Implications of new early Homo fossils from Ileret, east of Lake Turkana, Kenya. Nature 448:688–691.

Strait DS, Grine FE. 2004. Inferring hominoid and early hominid phylogeny using craniodental characters: the role of fossil taxa. J Hum Evol 47:399–452.

Stringer C. 2002. Modern human origins: progress and prospects. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 357:563–579.

Thorne AG, Wolpoff MH. 1981. Regional continuity in Australasian Pleistocene hominid evolution. Am J Phys Anthropol 55:337–349.

Tobias PV. 1991. The skulls, endocasts and teeth of Homo habilis, Olduvai Gorge, Volume 4. Cambridge University Press.

Underhill PA, Kivisild T. 2007. Use of Y chromosome and mitochondrial DNA population structure in tracing human migrations. Annu Rev Genet 41:539–564.

Vernot B, Akey JM. 2014. Resurrecting surviving Neandertal lineages from modern human genomes. Science 343:1017–1021.

Vigilant L, Stoneking M, Harpending H. Human mitochondrial DNA. Science 53:1503−1507.

Villmoare B, Kimbel WH, Seyoum C, Campisano CJ, DiMaggio EN, Rowan J, Braun DR, Arrowsmith JR, Reed KE. 2015. Paleoanthropology. Early Homo at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia. Science 347:1352–1355.

Weaver TD. 2012. Did a discrete event 200,000-100,000 years ago produce modern humans? J Hum Evol 63:121–126.

Weidenreich F. 1943. The skull of Sinanthropus pekinensis: a comparative study of a primitive hominid skull. Palaeontologia Sinica 10:1−291.

White TD. 2013. Paleoanthropology: Five’s a Crowd in Our Family Tree. Curr Biol 23:R112–R115.

White TD, Asfaw B, DeGusta D, Gilbert H, Richards GD, Suwa G, Howell FC. 2003. Pleistocene Homo sapiens from Middle Awash, Ethiopia. Nature 423:742–747.

Wolpoff MH. 1968. “Telanthropus” and the Single Species Hypothesis. Am Anthropol 70:477–493.

Wolpoff MH. 1971. Metric trends in hominid dental evolution. Studies in Anthropology 2. Cleveland: Case Western Reserve University Press.

Wolpoff MH. 2009. How Neandertals inform human variation. Am J Phys Anthropol 139:91–102.

Wolpoff MH, Hawks J, Caspari R. 2000. Multiregional, not multiple origins. Am J Phys Anthropol 112:129–136.

Wood B. 1992. Origin and evolution of the genus Homo. Nature 355:783–790.

Wood B. 2011. Wiley-Blackwell Encyclopedia of Human Evolution. Chichester: Wiley-Blackwell Publishing.

Wood B. 2014. Human evolution: Fifty years after Homo habilis. Nature News 508:31.

Wood B, Baker J. 2011. Evolution in the genus Homo. Annu Rev Ecol Evol Syst 42:47–69.

Wood B, Collard M. 1999. The human genus. Science 284:65–71.

Woodward AS. 1921. A New Cave Man from Rhodesia, South Africa. Nature 108: 371–372.

CAPÍTULO 16. LA DISPERSIÓN DE *HOMO SAPIENS* Y EL POBLAMIENTO TEMPRANO DE AMÉRICA.

RAFAEL BISSO-MACHADO[1], VIRGINIA RAMALLO[2], FRANCISCO MAURO SALZANO[3], MARIA CÁTIRA BORTOLINI[4]

[1] Universidad de la República. Tacuarembó, Uruguay. rafaelbmachado@gmail.com
[2] CONICET. Puerto Madryn, Argentina. ramallo@cenpat-conicet.gob.ar
[3] Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Brasil. francisco.salzano@ufrgs.br
[4] Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Brasil. maria.bortolini@ufrgs.br.

1. INTRODUCCIÓN

Desde hace mucho tiempo, el ser humano emplea la ciencia para responder a las preguntas que se formula sobre sí mismo, sobre su origen como especie, su actual distribución geográfica o las características particulares que identifican a cada población. La arqueología y la paleoantropología son las disciplinas que tradicionalmente investigan el pasado humano, en particular de aquellos grupos que no dejaron ningún tipo de registro escrito. A partir de la revolución de la genética y la biología molecular, dos campos relativamente recientes del conocimiento, se cuenta con nueva información para rescatar la historia aún no contada de nuestra especie. La antropología biológica incorpora así nuevas perspectivas y nuevas herramientas de trabajo.

En este capítulo se presenta una revisión de hallazgos científicos sobre el surgimiento del *Homo sapiens*, pasando por su dispersión alrededor del planeta y su llegada al continente americano, haciendo especial hincapié en datos genéticos.

2. ÁFRICA COMO CUNA DE ORIGEN

Antes de hablar de la especie *Homo sapiens* y su dispersión, precisamos centrarnos en su origen. Inicialmente se creía que *Australopitechus* era el género más antiguo de homínidos, pero esta idea cambió con el hallazgo de tres especies con registros mucho más remotos (~4-7 millones de años atrás o *Mya,* por sus siglas en inglés): *Sahelanthropus tchadensis* (Brunet et al., 2002), *Orrorin tugenensis* (Haile-Selassie, 2001) y *Ardipithecus ramidus* (Suwa et al., 2009; White et al., 2009). En

las tres se han descrito indicios de bipedismo, característica que ha llevado a incluirlas en la filogenia humana (ver capítulo al respecto en este libro).

Aunque aún existe mucha controversia sobre la filogenia y nomenclatura de los homínidos (González-José et al., 2008b; Endicott et al., 2010; Schwartz y Tattersall, 2010), es posible trazar una línea probable de origen y descendencia, desde *Ardipithecus ramidus* (~4,4 *Mya*) pasando por *Australopithecus anamensis* (~3,5 *Mya*), *Australopithecus afarensis* (~3,5 *Mya*), *Australopithecus africanus* (~3,3 *Mya*), *Paranthropus* y *Homo* (~2,5 *Mya*; Johanson y Edgar, 1996; Leakey et al., 1998; Kimbel y Delezene, 2009).

Se identificaron varias especies dentro del género *Homo,* tres de ellas (*Homo habilis*, *Homo rudolfensis* y *Homo ergaster*) convivieron en la misma región, alrededor del lago Turkana, Kenia, hace aproximadamente 2 *Mya* (Tattersall, 1997). La superposición temporal dificulta estimar relaciones precisas de ancestro-descendiente (Johanson y Edgar, 1996). Hasta ese momento, la presencia de homínidos se encontraba restringida a África. Sin embargo, hace ~1,8 *Mya*, esta historia comienza a cambiar, ya que los registros paleoantropológicos señalan la presencia de homínidos en Europa, Asia y Oceanía. En 1891, en la isla de Java, Eugene Dubois encontró el primer ejemplar de lo que luego se conocería como *Homo erectus*.

El surgimiento del *Homo sapiens* moderno habría tenido lugar hace aproximadamente 155.000 años atrás, siguiendo una línea que incluye a *Homo erectus, Homo sapiens* arcaico y, finalmente, *Homo sapiens* moderno. Todos estos eventos evolutivos sucesivos ocurrieron en África (Gibbons, 2002; Schwartz y Tattersall, 2010), el fósil más antiguo de un espécimen identificado como *Homo sapiens* moderno fue encontrado en Etiopia, datado en ∼195.000 años atrás (White et al., 2003; Haile-Selassie et al., 2004; McDougall et al., 2005).

Los datos resumidos en el párrafo anterior fueron obtenidos a partir de investigaciones paleoantropológicas, estudios genéticos posteriores empleando muestras de individuos contemporáneos corroboraron este origen africano de *Homo sapiens*. Trabajos pioneros con ADN mitocondrial (Primera Región Hipervariable o *HVS-I*, ver Box 1) introdujeron la hipótesis de la monogénesis africana (Cann et al., 1987; Vigilant et al., 1991) según la cual el *Homo sapiens* moderno se habría originado en un evento relativamente reciente (~160.000 años atrás) a partir de una población pequeña y aislada de *Homo sapiens* arcaico africano, pudiendo inclusive ser identificada una madre común para toda la humanidad, popularmente conocida como la “Eva mitocondrial”.

Los postulantes de esta hipótesis señalaron que esta “madre” no fue la primera mujer, pero sí

Box 1 Algunas definiciones importantes en Genética Poblacional. *Se denomina genoma al conjunto total de ADN presente en una célula. El genoma mitocondrial humano comprende sólo 16.569 pares de bases, en tanto el genoma nuclear comprende más de 6 billones de pares de bases, organizados en 22 cromosomas autosómicos y un par de cromosomas sexuales (X e Y). El cromosoma Y es transmitido en forma directa desde el padre a sus hijos varones, mientras que el ADN mitocondrial es heredado desde la madre a todos sus hijos, a través del óvulo (herencia* ***uniparental****).*

En el ADN es posible identificar regiones codificantes y no codificantes. Las primeras, al expresar un producto funcional, están sujetas a presiones selectivas por lo que su margen de variación es acotado. El ADN no codificante puede cambiar modificando su composición o longitud. Si las variantes son heredadas, pueden llegar a presentar frecuencias diferenciales y la variante se clasifica como un ***marcador polimórfico****. Con el paso del tiempo, algunas poblaciones serán portadoras del estado o alelo ancestral para determinado marcador y otras del derivado. Estas relaciones jerárquicas pueden graficarse en un árbol filogenético que ilustra los efectos de la migración y la deriva, dos fuerzas que moldean la variabilidad poblacional (Underhill y Kivisild, 2007). Cada rama del árbol es un linaje o* ***haplogrupo*** *y se distingue por un conjunto de mutaciones características, heredadas todas en bloque, para las que puede suponerse un origen común. El término* ***haplotipo*** *se refiere a la combinación de los posibles estados alélicos de distintos marcadores en una misma molécula de ADN (Jobling et al., 2004). El genoma mitocondrial humano es una molécula circular cuya región no codificante se denomina* ***región control*** *o* ***D-loop*** *y es altamente variable de una población a otra. Se divide en secciones menores llamadas* ***Regiones Hipervariables*** *o* ***HVS****, por sus siglas en inglés (Hypervariable Segment). Se han establecido árboles filogenéticos tanto para el ADN mitocondrial como para el cromosoma Y, en los que las distintas ramas se designan mediante una combinación de letras y números (como, por ejemplo, A2, B2, C1 o D1). Cada rama tiene una distribución geográfica particular, lo que hace de las filogenias poblacionales una herramienta especialmente útil en investigaciones antropológicas, médicas o forenses.*

la mujer que portaba el linaje mitocondrial ancestral a todos los demás (Stoneking, 1994). Estudios posteriores con diferentes tipos de marcadores, incluyendo los del genoma nuclear, han corroborado sistemáticamente la “*Out-of-Africa hypothesis*” (veáse Gravel et al., 2011; Li y Durbin, 2011; McEvoy et al., 2011; Lukic y Hey, 2012).

3. LA LLEGADA A EUROPA, ASIA Y OCEANÍA

La primera migración desde África de *Homo sapiens* anatómicamente moderno ocurrió probablemente hace ~140.000 y ~52.000 años, durante un período interglaciar (Gutenkunst et al., 2009; Armitage et al., 2011; Lukic y Hey, 2012). En Europa, las primeras señales de presencia de

Homo sapiens moderno están datadas entre 40.000-30.000 años atrás (Dodge, 2012; Haber et al., 2013). Considerando que otros homínidos ya vivían en Europa, Asia y Oceanía en el mismo período, es bastante probable que hayan interactuado, aunque las consecuencias de esos posibles contactos no aparecen de manera clara en los registros fósiles y arqueológicos (Schwartz y Tattersall, 2010; Dodge, 2012). Estudios con secuencias completas de genomas nucleares y mitocondriales revelan detalles de lo sucedido durante el contacto entre *Homo sapiens* modernos y Neandertales y también entre *Homo sapiens* y Denisovanos (Green et al., 2010; Reich et al., 2010). Estos últimos constituyen probablemente una rama hermana, aunque divergente, de los típicos Neandertales. El espécimen conocido como Hombre de Denisova fue encontrado en la caverna del mismo nombre en las montañas Altai, en el sur de Siberia. Estos individuos habrían vivido desde épocas remotas hasta hace cerca de 30 mil años atrás (Green et al., 2010; Lowery et al., 2013). Según los datos genómicos, los no-africanos modernos tienen entre 1% a 7,3% de ADN nuclear de origen Neandertal (Green et al., 2010; Lohse y Frantz, 2014). Los melanesios contemporáneos tendrían de 4% a 6% de genes de origen Denisovano, porcentaje que llegaría a 6% en poblaciones de Papua, Nueva Guinea (Meyer et al., 2012). Sánchez-Quinto et al. (2012) también encontraron señales de hibridación Neandertal (pre-Neolítico) en individuos del norte de África, apuntalando la hipótesis que las únicas poblaciones no afectadas por eventos de flujo génico con Neandertales fueron las sub-saharianas.

Estas evidencias de hibridación entre humanos modernos y otros representantes del género *Homo* nos lleva a plantearnos si habrían sido o no realmente especies diferentes (Gibbons, 2002). La sustitución completa por humanos modernos, postulada por el modelo "*Out-of-Africa*" puede ser cuestionada a favor de modelos alternativos que admitan algún nivel de asimilación entre homínidos locales arcaicos y los migrantes modernos (Paixão-Côrtes et al., 2012).

Hace 30-25 mil años atrás desaparecen todos los vestigios de Neandertales y Denisovanos en Eurasia. A partir de entonces no existen otras especies competidoras y todos los continentes, incluida América, fueron colonizados por *Homo sapiens*.

4. El poblamiento de América y los Nativos Americanos

a. El papel de Beringia

Beringia era una extensión de tierra de alrededor de 1.000.000 km^2, expuesta durante la última glaciación en el Pleistoceno tardío (hace ~21.000 años) y no habitada por ningún grupo humano hasta entonces (Santos et al., 2007). Los migrantes del Este habrían permanecido por lo menos 5.000 años

en ese lugar, tiempo suficiente para el surgimiento de variantes genéticas autóctonas, tanto en el genoma nuclear (Schroeder et al., 2007) como en el mitocondrial (Bonatto y Salzano, 1997a; Fagundes et al., 2008) y en el cromosoma Y (Pena et al., 1995; Bortolini et al., 2003).

La Figura 1 sintetiza el papel de Beringia durante el poblamiento de América, desde su surgimiento en el Último Máximo Glacial hasta su desaparición y consecuente formación del Estrecho de Bering. En la misma figura se resume la propuesta de González-José et al. (2008a) en la que datos de morfología craneana, de marcadores mitocondriales autosómicos y de cromosoma Y, además de lingüísticos y culturales, fueron utilizados en conjunto para construir un modelo interdisciplinario sobre el poblamiento de nuestro continente.

Beringia era considerada la región de origen de los linajes mitocondriales que ingresaron a América (Bonatto y Salzano, 1997a), teoría que fue fuertemente corroborada por los estudios posteriores con genomas mitocondriales completos, revelando la presencia de haplogrupos autóctonos (A2, B2, C1, D1 y X2a) derivados de los asiáticos A, B, C, D y X (ver BOX 1). Dentro de los haplogrupos autóctonos americanos se identificaron linajes "privados" del ADN mitocondrial (en adelante, ADNmt), que resultan útiles para rastrear los movimientos poblacionales en regiones específicas (Figueiro et al., 2011). Chatters y colaboradores (2014) informaron el hallazgo de un esqueleto humano en una caverna sumergida en la Península del Yucatán, México (datado en 12.000-13.000 años antes del presente), identificándose la presencia temprana en América del haplogrupo D1, un linaje mitocondrial derivado de Beringia.

Resulta evidente que Beringia fue algo más que un simple corredor de pasaje. En su estadía en esta región, quienes luego ocuparán América empezaron a diferenciarse de las poblaciones asiáticas de las que provenían (Bonatto y Salzano, 1997a; Tamm et al., 2007; Fagundes et al., 2008), lo que también fue constatado por estudios de cromosoma Y (Pena et al., 1995; Santos et al., 1999). La transición C→T en la posición 181 del locus DYS199/M3 define el haplogrupo actualmente denominado como Q1a2a1a1 (International Society of Genetic Genealogy, 2014). Anteriormente llamado Q1a3a (Karafet et al., 2008) o Q3 (The Y Chromosome Consortium, 2002), es el linaje de la mayoría de los varones nativos contemporáneos. Esta mutación debe haberse originado en Beringia (Underhill et al., 1996; Lell et al., 1997; Santos et al., 2007). Estudios con marcadores de tipo *STR* (llamados así por sus siglas en inglés *short tandem repeat*, secuencias en las que un fragmento de pocos pares de bases se repiten en forma consecutiva. También son llamados microsatélites) en cromosomas pertenecientes a este linaje, mostraron claramente una acumulación de nuevas variantes asociadas

al proceso de radiación poblacional a lo largo del continente (Scozzari et al., 1997; Bortolini et al., 2003), como la variante andina (Q1a3a4) descripta por Jota y colaboradores (2011). Para más detalles sobre estos linajes, léase la reciente revisión completa de Bisso-Machado y colaboradores (2012).

La presencia de haplogrupos mitocondriales en común entre polinesios y nativos americanos (Cann, 1994) llevó a considerar al océano Pacífico como una posible ruta alternativa de colonización. Bonatto y colaboradores (1996) refutaron esta idea, pero recientemente volvió a plantearse debido al hallazgo de linajes mitocondriales característicos de Polinesia obtenidos en cráneos de botocudos, un grupo extinto del interior de Brasil, que datan del siglo XIX (Gonçalves et al., 2013). Sin embargo, los autores descartan un contacto directo trans-Pacífico y consideran más probable la introducción de estos linajes por el comercio de esclavos africanos, ya que los mismos haplogrupos se encuentran en la isla de Madagascar, vecina a Mozambique, una ex – colonia portuguesa y conocido puerto proveedor de esclavos hacia Brasil.

Dadas las dificultades evidentes de salvar la gran distancia marítima, el océano Pacífico como vía de colonización del Nuevo Mundo aún es controversial, pero tal vez la costa pacífica de nuestro continente haya sido una alternativa para la expansión norte-sur de los primeros americanos. En un estudio del año 2013, Roewer y colaboradores analizaron los linajes paternos de 1011 sudamericanos, representando 50 poblaciones nativas diferentes y detectaron por primera vez variantes del haplogrupo C3* en Ecuador. Estos linajes de origen asiático estaban prácticamente confinados a Norteamérica y no se han detectado aún en Centroamérica, lo que sugiere una introducción tardía de C3 * en América del Sur hace más de 6.000 años, a través de rutas costeras. La baja tasa de migración posterior explicaría la ausencia de este linaje masculino en el resto del continente.

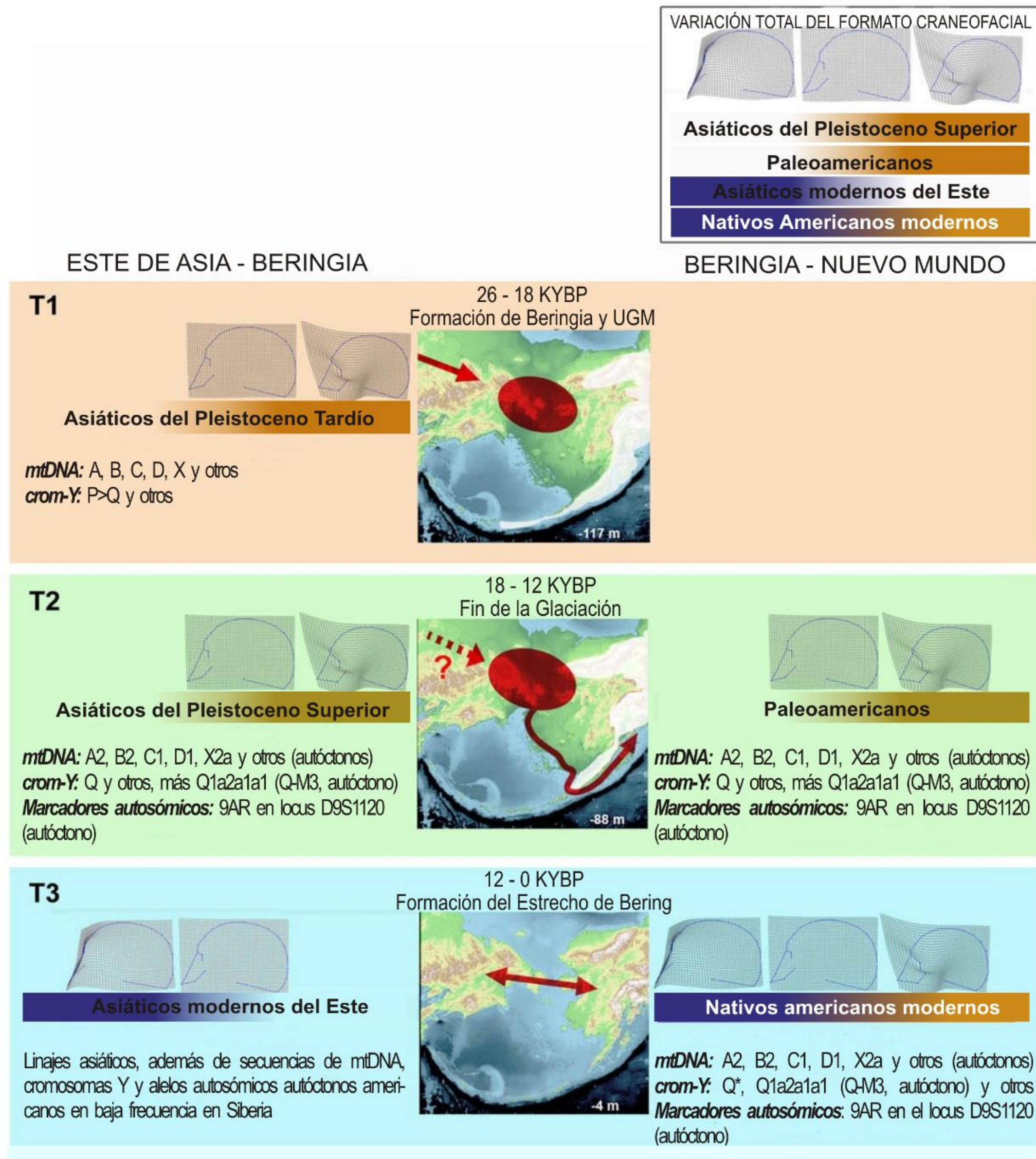


Figura 1: Síntesis del modelo interdisciplinario propuesto por González-José et al. (2008a).

T1: Beringia se forma durante el Último Máximo Glacial y los migrantes venidos desde Asia se establecen allí. Estos individuos tenían una morfología craneofacial poco diferenciada y traían consigo los haplogrupos mitocondriales basales: A, B, C, D, X y el haplogrupo Q del cromosoma Y.

T2: La glaciación termina, Beringia comienza a sumergirse mientras se abren corredores de pasaje en América del Norte, gracias a la retracción de los glaciares. La ruta costera fue la primera en establecerse. Los fósiles humanos de este periodo, tanto asiáticos como Paleoamericanos presentan una morfología craneofacial aún poco diferenciada. Durante la estadía en Beringia, surgen haplogrupos/alelos autóctonos del cromosoma Y, ADNmt y genoma nuclear (9AR, por ejemplo).

T3: Ver página siguiente.

b. ORIGEN DE LAS MIGRACIONES

Ya en 1589, el jesuita español José Acosta sugirió que algunos grupos de cazadores – recolectores habrían llegado a América desde Asia siguiendo a sus presas (Santos et al., 2007). Muchos siglos después, estudios con marcadores genéticos clásicos corroboraron tal postulación (Spuhler, 1972; Salzano et al., 1986; Cavalli-Sforza et al., 1994; Crawford, 1998; O'Rourke, 2006).

En cuanto a la región de origen de los primeros americanos, los estudios iniciales con haplogrupos mitocondriales postulaban que habrían llegado desde Siberia y/o Mongolia (Neel et al., 1994; Forster et al., 1996; Merriwether et al., 1996). A partir de datos del cromosoma Y, otros autores planteaban que los migrantes serían oriundos de la región en torno al lago Baikal (Karafet et al., 1999), en el sudoeste de Siberia. También se sugirió que los pueblos que habitan en la cuenca del río Yenissey y las montañas Altai, tendrían un ancestro común con los nativos americanos (Santos et al., 1999; Wells et al., 2001; Seielstad et al., 2003; Zegura et al., 2004; Dulik et al., 2012b). Bortolini et al. (2003) encontraron evidencias de que los migrantes habrían llegado desde el norte de la actual Mongolia o el sudeste de Siberia y corroboraron la probable conexión euroasiática identificada anteriormente en el estudio de Santos y colegas (1999).

A partir de la secuencia completa del genoma nuclear de un espécimen de 24.000 años encontrado en Mal'ta, Siberia, se postuló que la población a la que habría pertenecido el llamado "*Mal'ta boy*" sería genéticamente próxima a los nativos americanos. Se estima que entre 14% a 38% del genoma nativo americano tendría su origen en esta región (Raghavan et al., 2014). Los autores, sin embargo, no consiguieron articular sus hallazgos con los datos provenientes de otras áreas del conocimiento y dejaron un margen para interpretaciones equivocadas sobre el origen de los nativos americanos, como una supuesta conexión más directa con Europa (Yong, 2013).

T3: Beringia ya no existe y en su lugar se ha formado el Estrecho de Bering. En las poblaciones asiáticas del este se registra una morfología craneofacial bastante derivada. En los nativos americanos se verifica un gradiante, desde poco hasta bastante derivada, pasando por todos los tipos craneofaciales intermedios. En América existe haplogrupos autóctonos tanto de ADNmt como de cromosoma Y. En el este de Asia, además de los linajes propios, también se encuentran linajes de cromosoma Y, ADNmt y alelos autosómicos nativos de América. Estas variantes en baja frecuencia en Siberia demuestran la existencia de un flujo génico continuo en el Círculo Polar Ártico.

c. La época de la llegada a América

Las estimaciones sobre el periodo de llegada varían mucho de acuerdo al escenario considerado o a la metodología empleada. Las investigaciones a partir de *HVS-I* o *HVS-I* + *HVS-II*del ADNmt (HVS por sus siglas en inglés *Hypervariable Segment*, regiones altamente polimórficas del genoma mitocondrial) postulan una fecha de llegada/diferenciación/expansión que varía entre 40.000 a 6.000 años antes del presente (Torroni et al., 1992; Forster et al., 1996; Bonatto y Salzano, 1997a, b; Starikovskaya et al., 1998; Stone y Stoneking, 1998; Tamm et al., 2007; Figueiro et al., 2011). Los estudios con genoma mitocondrial completo consiguen dar mayor especificidad: hace 23.000 a 19.000 años atrás se habría iniciado la diferenciación de las poblaciones asiáticas que colonizaron y habitaron Beringia, siendo registrada una fuerte expansión hace ~18.000 años, finalizando hace ~15.000 años (Fagundes et al., 2008). Estos autores postulan la posibilidad que dicha expansión habría estado asociada a la entrada al continente americano, los registros arqueológicos en América del Norte, en Siberia y en las regiones aún expuesta de la antigua Beringia avalan estas dataciones (Goebel et al., 2008).

Los primeros estudios a partir de datos de cromosoma Y eran más limitados y apenas podían señalar que el poblamiento de América se habría producido en algún momento durante el Pleistoceno (Pena et al., 1995). Dataciones más recientes, basadas en la variación de marcadores *STRs* en cromosomas de los linajes Q1a2a1a1/Q3/Q1a3a, apuntan que los migrantes habrían llegado hace entre ~18.000 y ~13.000 años atrás (Bortolini et al., 2003; Zegura et al., 2004; Santos et al., 2007; Malyarchuk et al., 2011). Estos números son compatibles con los resultados de estudios con ADNmt y con los datos obtenidos con *SNPs*autosómicos (SNP por sus siglas en inglés *Single-nucleotide polymorphism*, polimorfismos de una sola base) (Reich et al., 2012). Jacobs y colaboradores (2004) publicaron dataciones equivalentes a partir de datos paleontológicos: la entrada a América estaría asociada al final de la última glaciación, hace aproximadamente 13.000 años atrás. Sin embargo, los datos paleoclimáticos señalan dos ventanas de tiempo en las cuales este ingreso al Nuevo Mundo habría sido ecológicamente posible: la primera entre 40.000 a 20.000 años atrás y la segunda de 16.000 a 12.500 años atrás (Pielou, 1992; Hoffecker y Elias, 2007). La inmensa mayoría de los hallazgos señalan que la entrada efectiva se habría producido durante la ventana de tiempo más reciente. No obstante, Fariña et al. (2013) obtuvieron un fechado de 30 mil años para las marcas de una supuesta acción humana en restos óseos de perezoso gigante, en un sitio arqueológico de Uruguay. Si existieron migraciones en épocas tan tempranas, éstas fueron protagonizadas por

individuos que no dejaron registros arqueológicos o paleantropológicos incuestionables, ni tampoco una señal detectable a nivel genómico entre los aborígenes actuales.

d. El número total de migraciones

En 1986, el lingüista J.H. Greenberg, junto con el bioantropólogo C.G. Turner II y el genetista S.L. Zegura propusieron un modelo de colonización de tres oleadas migratorias. Esta propuesta, innovadora para su época, buscaba integrar datos de las diferentes áreas e indicaba que la primera migración habría sucedido hace 12.000 años atrás, dando origen a los Amerindios (*Amerinds*), mientras que la segunda habría originado a los grupos Na-dene y la tercera a los Aleutianos y Esquimales (Greenberg et al., 1986). Aunque muy controvertido, este planteo sirvió como un importante paradigma y solo 22 años después se propuso un nuevo modelo integral (González-José et al., 2008a; ver síntesis en la Figura 1). En este último trabajo, los autores destacan que la mayor dificultad fue la falta de conexión entre las diferentes áreas del conocimiento y que solo una visión integrada podría exponer un escenario realista para el poblamiento americano y todas sus consecuencias. (González-José et al., 2008a). Existen, además, otros factores intrínsecos rara vez considerados, como el relativamente bajo pero constante flujo génico bi-direccional entre los habitantes del extremo oeste de Alaska y los del extremo este de Siberia. La idea que los pueblos del Nuevo y Viejo Mundo habrían permanecido en completo aislamiento reproductivo luego de la desaparición de Beringia es un mito (González-José et al., 2008a). Los diferentes patrones craneofaciales encontrados en América pueden deberse tanto a estas migraciones como a una evolución autóctona a partir de un *stock* ancestral con amplia variación intrínseca. Otros estudios con datos de *STRs* y simulaciones demográficas por computadora corroboraron el modelo propuesto por González-José y colegas (Ray et al., 2010). La cada vez mejor conocida variabilidad de genomas mitocondriales americanos (Achilli et al., 2013) también puede ser interpretada dentro del modelo.

Como ya se mencionó, los estudios iniciales con *HVS-I* mostraban que los genomas mitocondriales presentes en los amerindios contemporáneos poseen las mutaciones características de los haplogrupos asiáticos A, B, C, D y X (Schurr y Sherry, 2004; ver revisión más reciente en Bisso-Machado et al., 2012). Para algunos autores, este hecho era compatible con la hipótesis de múltiples migraciones hacia el continente, cada una introduciendo un nuevo linaje (Torroni et al., 1992, 1993; Horai et al., 1993). Investigaciones posteriores con nuevas metodologías y un número mayor de muestras postularon que la población ancestral de todos los nativos americanos era polimórfica a nivel de haplogrupos mitocondriales, habiendo entonces ocurrido desde Asia una única y gran migración

(Merriwether et al., 1995; Bonatto y Salzano, 1997a, b; Stone y Stoneking, 1998; Malhi et al., 2002; Fagundes et al., 2008).

La existencia de un único haplotipo fundador de cromosoma Y (Q1a2a1a1/Q3/Q1a3a; Pena et al., 1995) corroboraba la idea de que los colonizadores habrían llegado en una única corriente migratoria, pero posteriormente, el hallazgo de dos linajes fundadores diferentes (Karafet et al., 1999; Ruiz-Linares et al., 1999; Lell et al., 2002; Bortolini et al., 2003) llevó a postular la existencia de dos grandes eventos migratorios. Sin embargo, la existencia de estos dos linajes, con patrones filogeográficos diferentes, no resulta evidencia necesaria ni tampoco suficiente como para sostener la ocupación en dos migraciones (Tarazona-Santos y Santos, 2002). Dulik et al. (2012a) investigaron la variabilidad del cromosoma Y, ADNmt y marcadores nucleares de herencia bi-parental y propusieron que nuestro continente habría sido colonizado por una corriente migratoria principal, seguido de una secundaria y de la consecuente expansión demográfica por el territorio. A su vez, la presencia en América de diferentes morfologías craneofaciales (una no-diferenciada y otra derivada/mongoloide), también abonó la idea de dos corrientes migratorias principales (Neves y Pucciarelli, 1991; Neves y Hubbe, 2005).

En una de las publicaciones más recientes en esta área, se analizaron ~365.000 SNPs autosómicos en muestras de 52 poblaciones nativas americanas y 17 siberianas, (Reich et al., 2012), señalando un patrón similar al anterior modelo de Greenberg et al. (1986). No fueron tres migraciones equivalentes: la primera y más importante habría sido la responsable de la ocupación humana de todo el continente, seguida por al menos dos migraciones más, con impacto más restringido. Amorim et al. (2013) también propone un rescate del trabajo de Greenberg, analizando la concordancia de los diferentes modelos lingüísticos con los datos genéticos de nativos americanos.

Recientemente, Bortolini et al. (2014) reforzaron la importancia y actualidad del modelo de González-José con nuevos datos craneométricos y nuevos análisis en muestras de cromosoma Y, destacando la importancia de integrar diferentes áreas del conocimiento a fin de conseguir interpretaciones más robustas.

5. MIGRACIONES INTERNAS DENTRO DEL CONTINENTE AMERICANO

Un punto aún no dilucidado es la fecha de entrada a América del Sur. Estudios con ADNmt indican aproximadamente 15.000 años atrás (Bodner et al., 2012; de Saint Pierre et al., 2012a,b). Si bien esta estimativa es coherente con las dataciones del sitio arqueológico de Monte Verde, Chile

(~14.500 años atrás; Dillehay, 1999; Dillehay et al., 2008), presenta cierta superposición con las dataciones del ingreso a América del Norte, como se mencionara en los párrafos anteriores. De cualquier modo, el desplazamiento a lo largo del continente habría sido rápido (Bortolini et al., 2003) y especialmente importante a través de la ruta costera (Reich et al., 2012).

Además de la entrada a América del Sur, resulta especialmente interesante conocer las migraciones posteriores y las diferentes rutas mediante las cuales el sub-continente fue ocupado. Podemos citar el caso de dos pueblos pertenecientes a los dos troncos lingüísticos con mayor número de hablantes en Brasil: Tupi y Ge. El grupo ancestral que originaría todas las tribus Tupí habría partido desde la margen sur del río Amazonas, hace aproximadamente 4.000 años antes del presente, expandiéndose con enorme éxito y estableciéndose hasta el sur y sudeste del litoral brasilero, además de Paraguay, Argentina y Uruguay (Marrero et al., 2007). Este punto de origen aún es foco de cierta controversia, dependiendo del método utilizado para determinarlo (Rodrigues, 1964; Migliazza, 1982; Urban, 1996, 1998; Heckenberger et al., 1998; Noelli, 2008). Los estudios morfológicos también indican un origen amazónico para los Tupi (Neves et al., 2011). Marrero et al. (2007), analizando ADNmt de muestras guaraníes (pertenecientes al tronco lingüístico Tupi), encontraron una significativa pérdida de la diversidad desde la región de origen, hacia el sur (Marrero et al., 2007).

La dispersión de los Tupí se considera una de las migraciones más grandes y exitosas a nivel continental (Rodrigues, 1964; Migliazza, 1982; Urban, 1996, 1998; Heckenberger et al., 1998; Noelli, 2008). De hecho, es considerada una expansión, debido a la eficacia en la explotación de los recursos del medio y a la ocupación permanente de los nuevos territorios conquistados (Noelli, 2008). Los motivos pueden haber sido muy diversos y no mutuamente excluyentes: presiones demográficas y/o socioculturales, búsqueda de nuevas tierras cultivables, sequías prolongadas, etc. (Schmitz, 1997).

El origen de la familia lingüística Ge puede especularse entre los ríos San Francisco y Tocantins (Brasil; Carneiro da Cunha, 1998). Los pueblos Ge, en su gran mayoría, habitan las regiones central y este del llamado *Cerrado* brasileño, que es un macizo precámbrico que cubre la mayoría de las regiones oriental, meridional y central del Brasil, con alturas máximas de 2890 metros.. Hace aproximadamente 3.000 años atrás, también tuvo lugar un gran desplazamiento hacia el sur (Marrero et al., 2007). Los grupos Tupi y Ge tuvieron patrones migratorios distintos, con la interesante consecuencia que las lenguas habladas por pueblos distantes podrían estar próximamente relacionadas (Migliazza, 1982; Urban, 1996; Rodrigues, 2002).

Utilizando datos de ADNmt de 36 tribus de Brasil, Ramallo y colaboradores (2013), aportaron más información sobre los diferentes modelos demográficos. El patrón de dispersión de aldeas conocido como de *fusión-fisión* (Neel y Salzano; 1967; ver más detalles abajo) es un fenómeno cultural con potencial catalizador para cambios microevolutivos, que influenció en el perfil genético de las poblaciones involucradas. Entre los Ge, algunas tribus localizadas próximas geográficamente resultaron bastante diferentes en sus linajes mitocondriales y fue posible inferir que mientras las razones que llevaron a la fisión (peleas, enfrentamientos por hechicerías, etc.) no desaparecieran de la memoria colectiva de los grupos involucrados (Halbwachs, 1992; Russell, 2006), las fusiones no tendrían lugar (Ramallo et al., 2013).

6. VARIABILIDAD EN LAS POBLACIONES AMERINDIAS

Los grupos humanos que colonizaron América tuvieron que adaptarse rápidamente a nuevos ambientes y se espera que parte de la diversidad genética encontrada en las poblaciones nativas sea resultado de procesos no-casuísticos (ver ejemplos en Bamshad y Wooding, 2003; Harris y Meyer, 2006; Hughes et al., 2008; Acuña-Alonzo et al., 2010; Hünemeier et al., 2012a). Sin embargo, para un panorama completo de la historia evolutiva, se deben considerar también aquellos factores microevolutivos casuísticos, como la deriva genética, que ocasionan una fluctuación aleatoria en la frecuencia de los alelos.

Estudios con marcadores neutros mostraron que los nativos americanos tiene un patrón de diversidad genética característica: menor diversidad intra-poblacional y altos niveles de estructuración (mayor diversidad intrapoblacional), diferente a lo reportado en poblaciones nativas de otros continentes (Cavalli-Sforza et al., 1994; Rosenberg et al., 2002; Wang et al., 2007). Este particular patrón de diversidad/divergencia es producto de procesos demográficos (sucesivos cuellos de botella seguidos de expansiones poblacionales, por ejemplo) que nuestra especie ha atravesado en su larga trayectoria al salir de África (Alonso y Armour, 2001; Ramachandran et al., 2005; Fagundes et al., 2007; Santos-Lopes et al., 2007; Wang et al., 2007).

En América del Sur, estudios con microsatélites del cromosoma Y mostraron que las poblaciones andinas tienen niveles significativamente más altos de variabilidad intrapoblacional, a diferencia de las llamadas poblaciones de Tierras Bajas (Amazonia, Macizo Central Brasileño y Chaco) que serían más estructuradas (Tarazona-Santos et al., 2001). Las poblaciones amerindias en el área andina tuvieron históricamente un tamaño efectivo mayor y mayores niveles de flujo génico, lo que

llevo a una relativa homogeneización de su acervo génico. En las poblaciones de Tierras Bajas, más pequeñas y aisladas, se favorece la acción de la deriva (Tarazona-Santos et al., 2001). Bortolini y colaboradores (2003) sugieren que la tribalización temprana, con su consiguiente aislamiento, hizo que fenómenos de naturaleza estocástica tuvieran gran impacto en la historia evolutiva de las poblaciones de Tierras Bajas. Esta dicotomía entre el este y el oeste de América del Sur fue posteriormente corroborada por los datos nucleares (Wang et al., 2007), sin diferencias significativas con los estudios de ADN mitocondrial (Lewis y Long, 2008).

Entre los distintos modelos propuestos que subrayan acción de la deriva genética, puede citarse el modelo de *fisión-fusión*, postulado por Neel y Salzano (1967), que considera también factores socioculturales. Un estudio sobre las poblaciones Xavante del centro de Brasil mostró que, debido a tensiones sociales existentes dentro de la tribu, ésta sufre periódicamente procesos de fisión y parte de sus miembros acaban fundando una aldea diferente (Salzano, 2009). Las fisiones involucran generalmente a grupos emparentados (Hunley et al., 2008). Esta nueva aldea, a su vez, puede fusionarse posteriormente con otra formada por miembros de la misma tribu inicial o de una tribu diferente, en un proceso relativamente continuo de rupturas y uniones. En los últimos años, diferentes estudios han permitido una mayor comprensión de las consecuencias genéticas de estos procesos (Hunley et al., 2008; Ramallo et al., 2013). Hünemeier et al. (2012b) destacan a la cultura como catalizador de fenómenos microevolutivos, tales como la deriva. Los Xavante tienen una craneomorfología bastante diferenciada de otros grupos de la misma región. Estas diferencias son mucho más marcadas cuando se los compara con los Kayapó, que es un grupo próximamente relacionado. El estudio demostró que la divergencia morfológica en el espacio de tiempo de poco más de 1.500 años sólo puede ser explicada como consecuencia de un fenómeno sociocultural. Entre los Xavante, la poligamia es una práctica marital permitida, de modo que los hombres que son figuras de poder dentro de la tribu pueden relacionarse hasta con cinco mujeres y pueden tener una mayor descendencia. Alelos específicos responsables por una morfología craneofacial diferenciada, presentes en estos hombres poderosos, aumentarán rápidamente de frecuencia en la población (Hünemeier et al., 2012b) y se volverán comunes al cabo de una serie de generaciones.

7. EL IMPACTO DE LA LLEGADA DE EUROPEOS Y AFRICANOS

Como ya se ha mencionado, la ocupación del continente americano por su población originaria tiene una gran profundidad temporal. Al momento en que Cristóbal Colón llegó, existía una enorme diversidad de culturas e idiomas que surgieron *in situ* (Long y Bortolini, 2011), desarrollo que fue acompañado también por el surgimiento de particularidades biológicas. Sin embargo, la forma tradicional de vida, así como toda la historia evolutiva de las poblaciones americanas cambiaron en forma irreversible con la llegada de los conquistadores europeos en el siglo XV y los esclavos africanos en el siglo XVI. Se estima que, al momento del contacto, vivían en América entre 9 a 100 millones de aborígenes (Salzano y Callegari-Jacques, 1988; Salzano y Bortolini, 2002). Este número fue reducido drásticamente después del contacto debido a enfrentamientos directos entre nativos y conquistadores, enfermedades introducidas, etc.

La declinación de los amerindios coincide con el aumento de la población migrante, oriunda de otros continentes. A partir de entonces se da en América una particular dinámica de mestizaje, las investigaciones en genética han establecido que la fusión entre europeos, africanos y amerindios fue extensa, aunque con enormes variaciones regionales dentro y entre países (Sans, 2000; Salzano y Bortolini, 2002; Price et al., 2007; Wang et al., 2008).

Analizando marcadores de herencia uniparental (ADNmt y cromosoma Y) pudo saberse que el mestizaje fue un fenómeno fundamentalmente asimétrico (varones europeos con mujeres indígenas y africanas), lo que resultó determinante del perfil genético de las poblaciones contemporáneas, en especial en América Latina (Bortolini et al., 1999; Alves-Silva et al., 2000; Sans, 2000; Carvalho-Silva et al., 2001; Marrero et al., 2007). Estos estudios resultaron esenciales para comprender que el criterio fenotípico no puede seguirse para clasificar a las poblaciones como mestizas (Bortolini et al., 1999; Sans, 2000; Parra et al., 2003; Guerreiro-Junior et al., 2009; Santos et al., 2009) y revelaron también particularidades genéticas interesantes. Por ejemplo, el pueblo Charrúa, considerado extinto por los especialistas, habría dejado un legado cultural en las poblaciones gauchas que habitan la misma región geográfica en América del Sur y también un legado genético a través de sus mujeres, ya que sus linajes mitocondriales están presentes en la población mestiza actual (Marrero et al., 2007; Sans et al., 2012).

Otros estudios también buscan cuantificar el mestizaje a nivel genético. Corach et al. (2010) analizaron muestras de tres regiones de Argentina: las variantes de origen europeo, africano y amerindio eran detectables en el genoma, pero mostraban una gran heterogeneidad interindividual,

dependiendo del sistema analizado. Avena et al. (2012) reportaron resultados similares: la ascendencia promedio considerando todos los marcadores fue de un 65% de origen europeo, 31% nativo y 4% africano. Se observaron diferencias estadísticamente significativas en la ascendencia europea entre las diferentes regiones, así como en la historia auto-referida de los voluntarios. Este complejo cuadro de ancestralidad genética no es exclusivo de un país o de una región, sino que es esperable en cualquier lugar del mundo donde personas con diferente ascendencia continental viven geográficamente próximas entre sí.

8. CONCLUSIÓN

En este capítulo se resume la dispersión del *Homo sapiens*, desde su surgimiento en África hasta el poblamiento del continente americano. La búsqueda por comprender tan interesante temática atraviesa varias áreas de conocimiento: arqueología, paleoantropología, geo-climatología, lingüística y genética, disciplina que fue particularmente revisada aquí. Nuestra especie surgió en África, convivió en este continente con otras especies del mismo género y al dispersarse por el resto del planeta, entró en contacto con otros humanos, tales como los Neandertales y Denisovanos, dejando señales de ese mestizaje en nuestro genoma actual. En este proceso gradual de búsqueda de nuevos hábitat, la Tierra se fue ocupando y América es el último continente en ser colonizado por *Homo sapiens*. Los primeros nativos americanos habrían llegado desde Asia, muy probablemente de la región de las montañas Altai, ocupando primero Beringia durante el Último Máximo Glacial. En esta región permanecieron durante un largo periodo de tiempo hasta adentrarse finalmente en el continente, al final de la era glacial. Durante la estadía en Beringia surgieron características genéticas autóctonas, registrándose un prolongado flujo génico entre las poblaciones allí asentadas y los grupos nativos de América del Norte. Los migrantes tuvieron éxito en su empresa, colonizando totalmente el continente, ganando a lo largo del proceso una nueva y rica diversidad, tanto biológica como cultural. Finalmente, a partir del siglo XVI, se registra una declinación demográfica acentuada en los amerindios, concomitante al surgimiento de una gran población mestiza, resultado del encuentro con los conquistadores europeos y los esclavos introducidos desde África. También se encuentran en todo el continente descendientes de grupos originarios, que aún luchan para garantizar sus derechos y perpetuar su legado cultural.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Achilli A, Perego UA, Lancioni H, Olivieri A, Gandini F, Hooshiar Kashani B, Battaglia V, Grugni V, Angerhofer N, Rogers MP, Herrera RJ, Woodward SR, Labuda D, Smith DG, Cybulski JS, Semino O, Malhi RS, Torroni A. 2013. Reconciling migration models to the Americas with the variation of North American native mitogenomes. Proc Natl Acad Sci U S A. 110:14308-14313.

Acuña-Alonzo V, Flores-Dorantes T, Kruit JK, Villarreal-Molina T, Arellano-Campos O, Hünemeier T, Moreno-Estrada A, Ortiz-López MG, Villamil-Ramírez H, León-Mimila P, Villalobos-Comparan M, Jacobo-Albavera L, Ramírez-Jiménez S, Sikora M, Zhang LH, Pape TD, Granados-Silvestre Mde A, Montufar-Robles I, Tito-Alvarez AM, Zurita-Salinas C, Bustos-Arriaga J, Cedillo-Barrón L, Gómez-Trejo C, Barquera-Lozano R, Vieira-Filho JP, Granados J, Romero-Hidalgo S, Huertas-Vázquez A, González-Martín A, Gorostiza A, Bonatto SL, Rodríguez-Cruz M, Wang L, Tusié-Luna T, Aguilar-Salinas CA, Lisker R, Moises RS, Menjivar M, Salzano FM, Knowler WC, Bortolini MC, Hayden MR, Baier LJ, Canizales-Quinteros S. 2010. A functional ABCA1 gene variant is associated with low HDL-cholesterol levels and shows evidence of positive selection in Native Americans. Hum Mol Genet 19:2877-2885.

Alonso S, Armour JA. 2001. A highly variable segment of human subterminal 16p reveals a history of population growth for modern humans outside Africa. Proc Natl Acad Sci U S A 98:864-869.

Alves-Silva J, Santos MS, Guimarães PM, Ferreira ACS, Bandelt H-J, Pena SDJ, Prado VF. 2000. The ancestry of Brazilian mtDNA lineages. Am J Hum Genet 67:444-461.

Amorim CE, Bisso-Machado R, Ramallo V, Bortolini MC, Bonatto SL, Salzano FM, Hünemeier T. 2013. A bayesian approach to genome/linguistic relationships in native South Americans. PLoS One 8:e64099.

Armitage SJ, Jasim SA, Marks AE, Parker AG, Usik VI, Uerpmann HP. 2011. The southern route “Out of Africa”: Evidence for an early expansion of modern humans into Arabia. Science 331:453-456.

Avena S, Via M, Ziv E, Pérez-Stable EJ, Gignoux CR, Dejean C, Huntsman S, Torres-Mejía G, Dutil J, Matta JL, Beckman K, Burchard EG, Parolin ML, Goicoechea A, Acreche N, Boquet M, Ríos Part Mdel C, Fernández V, Rey J, Stern MC, Carnese RF, Fejerman L. 2012. Heterogeneity in genetic admixture across different regions of Argentina. PLoS ONE 7:e34695.

Bamshad M, Wooding SP. 2003. Signatures of natural selection in the human genome. Nature Rev Genet 4:99-111.

Bisso-Machado R, Bortolini MC, Salzano FM. 2012. Uniparental genetic markers in South Amerindians. Genet Mol Biol 35: 365-387.

Bodner M, Perego UA, Huber G, Fendt L, Röck AW, Zimmermann B, Olivieri A, Gómez-Carballa A, Lancioni H, Angerhofer N, Bobillo MC, Corach D, Woodward SR, Salas A, Achilli A, Torroni

A, Bandelt HJ, Parson W. 2012. Rapid coastal spread of First Americans: novel insights from South America's Southern Cone mitochondrial genomes. Genome Res 22:811-820.

Bonatto SL, Salzano FM. 1997a. A single and early migration for the peopling of the Americas supported by mitochondrial DNA sequence data. Proc Natl Acad Sci U S A 94:1866-1871.

Bonatto SL, Salzano FM. 1997b. Diversity and age of the four major mtDNA haplogroups, and their implications for the peopling of the New World. Am J Hum Genet 61:1413-1423.

Bonatto SL, Redd AJ, Salzano FM, Stoneking M. 1996. Lack of ancient Polynesian-Amerindian contact. Am J Hum Genet 59:253–258.

Bortolini MC, González-José R, Bonatto SL, Santos FR. 2014. Reconciling pre-Columbian settlement hypotheses requires integrative, multidisciplinary, and model-bound approaches. Proc Natl Acad Sci U S A 111:E213-214.

Bortolini MC, Salzano FM, Thomas MG, Stuart S, Nasanen SP, Bau CH, Hutz MH, Layrisse Z, Petzl-Erler ML, Tsuneto LT, Hill K, Hurtado AM, Castro-de-Guerra D, Torres MM, Groot H, Michalski R, Nymadawa P, Bedoya G, Bradman N, Labuda D, Ruiz-Linares A. 2003. Y-Chromosome for differing ancient demographic histories in the Americas. Am J Hum Genet 73:524-539.

Bortolini MC, Silva Júnior WA, Castro-de-Guerra D, Remonatto G, Mirandola R, Hutz MH, Weimer TA, Zago MA, Salzano FM. 1999. Africa-derived South American populations: a history of symmetrical and asymmetrical mattings according to sex revealed by bi and uniparental genetic markers. Am J Hum Biol 11:551-563.

Brunet M, Guy F, Pilbeam D, Mackaye HT, Likius A, Ahounta D, Beauvilain A, Blondel C, Bocherens H, Boisserie JR, De Bonis L, Coppens Y, Dejax J, Denys C, Duringer P, Eisenmann V, Fanone G, Fronty P, Geraads D, Lehmann T, Lihoreau F, Louchart A, Mahamat A, Merceron G, Mouchelin G, Otero O, Pelaez Campomanes P, Ponce De Leon M, Rage JC, Sapanet M, Schuster M, Sudre J, Tassy P, Valentin X, Vignaud P, Viriot L, Zazzo A, Zollikofer C. 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. Nature 418:145-151.

Cann RL. 1994. mtDNA and Native Americans: A Southern perspective. Am J Hum Genet 55:7–11.

Cann RL, Stoneking M, Wilson AC. 1987. Mitochondrial DNA and human evolution. Nature 325:31-36.

Carneiro da Cunha M. 1998. História dos índios no Brasil, 2nd ed. São Paulo: Companhia das Letras.

Carvalho-Silva DR, Santos FR, Rocha J, Pena SD. 2001. The phylogeography of Brazilian Y-chromosome lineages. Am J Hum Genet 68:281-286.

Cavalli-Sforza LL, Menozzi P, Piazza A. 1994. The history and geography of human genes. Princeton: Princeton University Press.

Chatters JC, Kennett DJ, Asmerom Y, Kemp BM, Polyak V, Blank AN, Beddows PA, Reinhardt E, Arroyo-Cabrales J, Bolnick DA, Malhi RS, Culleton BJ, Erreguerena PL, Rissolo D, Morell-Hart S, Stafford TW Jr. 2014. Late Pleistocene human skeleton and mtDNA link Paleoamericans and modern Native Americans. Science 344:750-754.

Corach D, Lao O, Bobillo C, van Der Gaag K, Zuniga S, Vermeulen M, van Duijn K, Goedbloed M, Vallone PM, Parson W, de Knijff P, Kayser M. 2010. Inferring continental ancestry of argentineans from autosomal, Y-chromosomal and mitochondrial DNA. Ann Hum Genet 74:65–76.

Crawford MH. 1998. Environments of northwestern North America before the Last Glacial Maximum. The origins of Native Americans: evidence from anthropological genetics. New York: Cambridge University Press.

de Saint Pierre M, Bravi CM, Motti JM, Fuku N, Tanaka M, Llop E, Bonatto SL, Moraga M. 2012a. An alternative model for the early peopling of southern South America revealed by analyses of three mitochondrial DNA haplogroups. PLoS One7:e43486.

de Saint Pierre M, Gandini F, Perego UA, Bodner M, Gómez-Carballa A, Corach D, Angerhofer N, Woodward SR, Semino O, Salas A, Parson W, Moraga M, Achilli A, Torroni A, Olivieri A. 2012b. Arrival of Paleo-Indians to the southern cone of South America: new clues from mitogenomes. PLoS One 7:e51311.

Dillehay TD. 1999. The late Pleistocene cultures of South America. Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews 7:206–216.

Dillehay TD, Ramírez C, Pino M, Collins MB, Rossen J, Pino-Navarro JD. 2008. Monte Verde: seaweed, food, medicine, and the peopling of South America. Science 320:784–786.

Dodge DR. 2012. A molecular approach to Neanderthal extinction. Quatern Int 259:22-32.

Dulik MC, Owings AC, Gaieski JB, Vilar MG, Andre A, Lennie C, Mackenzie MA, Kritsch I, Snowshoe S, Wright R, Martin J, Gibson N, Andrews TD, Schurr TG; Genographic Consortium. 2012a. Y-chromosome analysis reveals genetic divergence and new founding native lineages in Athapaskan- and Eskimoan-speaking populations. Proc Natl Acad Sci U S A109:8471-8476.

Dulik MC, Zhadanov SI, Osipova LP, Askapuli A, Gau L, Gokcumen O, Rubinstein S, Schurr TG. 2012b. Mitochondrial DNA and Y chromosome variation provides evidence for a recentcommon ancestry between Native Americans and indigenous Altaians. Am J Hum Genet 90:229–246.

Endicott P, Ho SYW, Stringer C. 2010. Using genetic evidence to evaluate four palaeoanthropological hypotheses for the timing of neanderthal and modern human origins. J Hum Evol 59:87-95.

Fagundes NJ, Kanitz R, Eckert R, Valls AC, Bogo MR, Salzano FM, Smith DG, Silva WA Jr, Zago MA, Ribeiro-dos-Santos AK, Santos SE, Petzl-Erler ML, Bonatto SL. 2008. Mitochondrial population genomics supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. Am J Hum Genet 82:583-592.

Fagundes NJ, Ray N, Beaumont M, Neuenschwander S, Salzano FM, Bonatto SL, Excoffier L. 2007. Statistical evaluation of alternative models of human evolution. Proc Natl Acad Sci U S A 104:17614-17619.

Fariña RA, Tambusso PS, Varela L, Czerwonogora A, Di Giacomo M, Musso M, Bracco R, Gascue A. 2013. Arroyo del Vizcaíno, Uruguay: a fossil-rich 30-ka-old megafaunal locality with cut-marked bones. Proc Biol Sci 281:2013-2211.

Figueiro G, Hidalgo PC, Sans M. 2011. Control region variability of haplogroup C1d and the tempo of the peopling of the Americas. PLoS One 6:e20978.

Forster P, Harding R, Torroni A, Bandelt HJ. 1996. Origin and evolution of Native American mtDNA variation: a reappraisal. Am J Hum Genet 59:935-945.

Gibbons A. 2002. In search of the first hominids. Science 295:1214-1219.

Goebel T, Waters MR, O'Rourke DH. 2008. The Late Pleistocene dispersal of modern humans in the Americas. Science 319:1497-1502.

Gonçalves VF, Stenderup J, Rodrigues-Carvalho C, Silva HP, Gonçalves-Dornelas H, Líryo A, Kivisild T, Malaspinas AS, Campos PF, Rasmussen M, Willerslev E, Pena SD. 2013. Identification of Polynesian mtDNA haplogroups in remains of Botocudo Amerindians from Brazil. Proc Natl Acad Sci U S A110:6465-6469.

González-José R, Bortolini MC, Santos FR, Bonatto SL. 2008a. The peopling of America: craniofacial shape variation on a continental scale and its interpretation from an interdisciplinary view. Am J Phys Anthropol 137:175-187.

González-José R, Escapa I, Neves WA, Cúneo R, Pucciarelli HM. 2008b. Cladistic analysis of continuous modularized traits provides phylogenetic signals in *Homo* evolution. Nature 453:775-778.

Gravel S, Henn B, Gutenkunst R, Indap AR, Marth GT, Clark AG, Yu F, Gibbs RA; 1000 Genomes Project, Bustamante CD. 2011. Demographic history and rare alleles sharing among human populations. Proc Natl Acad Sci USA 108:11983–11988.

Greenberg JH, Turner II CG, Zegura SL. 1986. The settlement of the Americas: a comparison of the linguistic, dental and genetic evidence. Curr Anthropol 27:477-495.

Green RE, Krause J, Briggs AW, Maricic T, Stenzel U, Kircher M, Patterson N, Li H, Zhai W, Fritz MH, Hansen NF, Durand EY, Malaspinas AS, Jensen JD, Marques-Bonet T, Alkan C, Prüfer K, Meyer M, Burbano HA, Good JM, Schultz R, Aximu-Petri A, Butthof A, Höber B, Höffner B, Siegemund M, Weihmann A, Nusbaum C, Lander ES, Russ C, Novod N, Affourtit J, Egholm M, Verna C, Rudan P, Brajkovic D, Kucan Z, Gusic I, Doronichev VB, Golovanova LV, Lalueza-Fox C, de la Rasilla M, Fortea J, Rosas A, Schmitz RW, Johnson PL, Eichler EE, Falush D, Birney E, Mullikin JC, Slatkin M, Nielsen R, Kelso J, Lachmann M, Reich D, Pääbo S. 2010. A draft sequence of the Neandertal genome. Science 328:710-722.

Guerreiro-Junior VF, Bisso-Machado R, Marrero AR, Hünemeier T, Salzano FM, Bortolini MC. 2009. Genetic signatures of parental contribution in black and white populations from Brazil. Genet Mol Biol 32:1-11.

Gutenkunst R, Hernandez R, Williamson S, Bustamante C. 2009. Inferring the joint demographic history of multiple populations from multidimensional SNP frequency data. PLoS Genet 5:e100695.

Haber M, Gauguier D, Youhanna S, Patterson N, Moorjani P, Botigué LR, Platt DE, Matisoo-Smith E, Soria-Hernanz DF, Wells RS, Bertranpetit J, Tyler-Smith C, Comas D, Zalloua PA. 2013. Genome-wide diversity in the levant reveals recent structuring by culture. PLoS Genet 9:e1003316.

Haile-Selassie Y, Asfaw B, White TD. 2004. Hominid cranial remains from Upper Pleistocene deposits at Aduma, Middle Awash, Ethiopia. Am J Phys Anthropol 123:1-10.

Haile-Selassie Y. 2001. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. Nature 412:178-181.

Halbwachs M. 1992. On collective memory. Chicago: University of Chicago Press.

Harris EE, Meyer D. 2006. The molecular signature of selection underlying human adaptations. Am J Phys Anthropol 43:89-130.

Heckenberger MJ, Neves EG, Petersen JB. 1998. De onde surgem os modelos? As origens e expansões Tupi na Amazônia Central. Rev Antropol 41:69–96.

Hoffecker JF, Elias SA. 2007. Human ecology of Beringia. New York: Columbia University Press.

Horai S, Kondo S, Nakagawa-Hattori Y, Hayashi S, Sonoda S, Tajima K. 1993. Peopling of the Americas, founded by four major lineages of mitochondrial DNA. Mol Biol Evol 10:23-47.

Hughes DA, Tang K, Strotmann R, Schöneberg T, Prenen J, Nilius B, Stoneking M. 2008. Parallel Selection on TRPV6 in Human Populations. PLoS One 3:e1686.

Hünemeier T, Amorim CE, Azevedo S, Contini V, Acuña-Alonzo V, Rothhammer F, Dugoujon JM, Mazières S, Barrantes R, Villarreal-Molina MT, Paixão-Côrtes VR, Salzano FM, Canizales-Quinteros S, Ruiz-Linares A, Bortolini MC. 2012a. Evolutionary responses to a constructed niche: ancient Mesoamericans as a model of gene-culture coevolution. PLoS One 7:e38862.

Hünemeier T, Gómez-Valdés J, Ballesteros-Romero M, de Azevedo S, Martínez-Abadías N, Esparza M, Sjøvold T, Bonatto SL, Salzano FM, Bortolini MC, González-José R. 2012b. Cultural diversification promotes rapid phenotypic evolution in Xavante Indians. Proc Natl Acad Sci U S A 109:73-77.

Hunley KL, Spence JE, Merriwether DA. 2008. The impact of group fissions on genetic structure in Native South America and implications for human evolution. Am J Phys Anthropol 135:195-205.

International Society of Genetic Genealogy. 2014. Y-DNA Haplogroup Tree 2014, Version: 9.22, Date:13 February 2014, http://www.isogg.org/tree/ 20 February 2014.

Jacobs DK, Haney TA, Louie KD. 2004. Genes, diversity, and geologic process on the Pacific Coast. Annu Rev Earth Planet Sci 32:601–652.

Johanson DC, Edgar B. 1996. From Lucy to Language. New York: Simon & Schuster.

Jota MS, Lacerda DR, Sandoval JR, Vieira PP, Santos-Lopes SS, Bisso-Machado R, Paixão-Cortes VR, Revollo S, Paz-Y-Miño C, Fujita R, Salzano FM, Bonatto SL, Bortolini MC, Santos FR; Genographic Consortium. 2011. Am J Phys Anthropol 146:553-559.

Karafet TM, Mendez FL, Meilerman MB, Underhill PA, Zegura SL, Hammer MF. 2008. New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y chromosomal haplogroup tree. Genome Res 18:830-838.

Karafet TM, Zegura SL, Posukh O, Osipova L, Bergen A, Long J, Goldman D, Klitz W, Harihara S, de Knijff P, Wiebe V, Griffiths RC, Templeton AR, Hammer MF. 1999. Ancestral Asian source(s) of New World Y-chromosome founder haplotypes. Am J Hum Genet 64:817-831.

Kimbel WH, Delezene LK. 2009. "Lucy" redux: A review of research on Australopithecus afarensis. Am J Phys Anthropol 140:42-48.

Jobling MA, Hurles ME, Tyler-Smith C. 2004. Human Evolutionary Genetics: Origins, Peoples and Disease. London/New York: Garland Science Publishing.

Leakey MG, Feibel CS, McDougall I, Ward C, Walker A. 1998. New specimens and confirmation of an early age for Australopithecus anamensis. Nature 393:62-66.

Lell JT, Sukernik RI, Starikovskaya YB, Su B, Jin L, Schurr TG, Underhill PA, Wallace DC. 2002. The dual origin and Siberian affinities of Native American Y chromosomes. Am J Hum Genet 70:192-206.

Lell JT, Brown MD, Schurr TG, Sukernik RI, Starikovskaya YB, Torroni A, Moore LG, Troup GM, Wallace DC. 1997. Y chromosome polymorphisms in Native American and Siberian populations: identification of Native Y chromosome haplotypes. Hum Genet 100:536-543.

Lewis Jr CM, Long JC. 2008. Native American genetic structure and prehistory inferred from hierarchical modeling of mtDNA. Mol Biol Evol 25:478-486.

Li H, Durbin R. 2011. Inference of human population history from individual whole-genome sequences. Nature 475:493–496.

Lohse K, Frantz LAF. 2014. Neandertal admixture in Eurasia confirmed by Maximum likelihoodanalysis of three genomes. Genetics, on line publication: doi 10.1534/genetics.114.162396.

Long J, Bortolini MC. 2011. New developments in the origins and evolution of Native American populations. Am J Phys Anthropol 146:491–494.

Lowery RK, Uribe G, Jimenez EB, Weiss MA, Herrera KJ, Regueiro M, Herrera RJ. 2013. Neanderthal and Denisova genetic affinities with contemporary humans: introgression versus common ancestral polymorphisms. Gene 530:83-94.

Lukic S, Hey J. 2012. Demographic inference using spectral methods on SNP data, with an analysis of the human out-of-Africa expansion. Genetics 192:619-639.

McEvoy BP, Powell JE, Goddard ME, Visscher PM. 2011. Human population dispersal "Out of Africa" estimated from linkage disequilibrium and allele frequencies of SNPs. Genome Res21:821-829.

Malhi RS, Eshleman JA, Greenberg JA, Weiss DA, Schultz, Shook BA, Kaestle FA, Lorenz JG, Kemp BM, Johnson JR, Smith DG. 2002. The structure of diversity within New World mitochondrial DNA haplogroups: implications for the prehistory of North America. Am J Hum Genet 70:905–919.

Malyarchuk B, Derenko M, Denisova G, Maksimov A, Wozniak M, Grzybowski T, Dambueva I, Zakharov I. 2011. Ancient links between Siberians and Native Americans revealed by subtyping the Y chromosome haplogroup Q1a. J Hum Genet 56:583–588.

Marrero AR, Silva-Junior WA, Bravi CM, Hutz MH, Petzl-Erler ML, Ruiz-Linares A, Salzano FM, Bortolini MC. 2007. Demographic and evolutionary trajectories of the Guarani and Kaingang natives of Brazil. Am J Phys Anthropol 132:301-310.

McDougall I, Brown FH, Fleagle JG. 2005. Stratigraphic placement and age of modern humans from Kibish, Ethiopia. Nature 433:733-736.

Merriwether DA, Hall WW, Vahlne A, Ferrell RE. 1996. mtDNA variation indicates Mongolia may have been the Source for the founding population for the New World. Am J Hum Genet 59:204-212.

Merriwether DA, Rothhammer F, Ferrell RE. 1995. Distribution of the four founding lineage haplotypes in Native Americans suggests a single wave of migration for the New World. Am J Phys Anthropol 98:411-430.

Meyer M, Kircher M, Gansauge MT, Li H, Racimo F, Mallick S, Schraiber JG, Jay F, Prüfer K, de Filippo C, Sudmant PH, Alkan C, Fu Q, Do R, Rohland N, Tandon A, Siebauer M, Green RE, Bryc K, Briggs AW, Stenzel U, Dabney J, Shendure J, Kitzman J, Hammer MF, Shunkov MV, Derevianko AP, Patterson N, Andrés AM, Eichler EE, Slatkin M, Reich D, Kelso J, Pääbo S. 2012. A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. Science 338:222-226.

Migliazza EC. 1982. Linguistic prehistory and the refuge model in Amazonia. In: Prance GT, editor. Biological diversification in the tropics. New York: Columbia University Press. p 497–519.

Neel JV, Salzano FM. 1967. Further studies on the Xavante Indians. X. Some Hypotheses-generalizations resulting from these studies. Am J Hum Genet 19:554-574.

Neel JV, Biggar RJ, Sukernik RI. 1994. Virologic and genetic studies relate Amerind origins to the indigenous people of the Mongolia/Manchuria/southeastern Siberia region. Proc Natl Acad Sci U S A 91:10737-10741.

Neves WA, Hubbe M. 2005. Cranial morphology of early Americans from Lagoa Santa, Brazil: implications for the settlement of the New World. Proc Natl Acad Sci USA 102: 18309–18314.

Neves WA, Pucciarelli HM. 1991. Morphological affinities of the first Americans: an exploratory analysis based on South American human remains. J Hum Evol 21:261-273.

Neves WA, Bernardo DV, Okumura M, Almeida TF, Strauss AM. 2011. Origin and dispersion of the Tupiguarani: What does cranial morphology say? Bol Mus Para Emílio Goeldi Cienc Hum 6:95–122.

Noelli FS. 2008. The Tupi expansion. In: Silverman H, Isbell W, editors. Handbook of South American archaeology. New York: Springer. p 659–670.

O'Rourke DH. 2006. Blood groups, immunoglobulins, and genetic variation. In: Sturtevant WC, Ubelaker D, editors. Handbook of North American Indians, Vol.3: Environment, origins, and population. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. p 762–776.

Paixão-Côrtes VR, Viscardi LH, Salzano FM, Hünemeier T, Bortolini MC. 2012. Homo sapiens, Homo neanderthalensis and the Denisova specimen: New insights on their evolutionary histories using whole-genome comparisons. Genet Mol Biol 35:904-911.

Parra FC, Amado RC, Lambertucci JR, Rocha J, Antunes CM, Pena SD. 2003. Color and genomic ancestry in Brazilians. Proc Natl Acad U S A 100:177-182.

Pena SD, Santos FR, Bianchi NO, Bravi CM, Carnese FR, Rothhammer F, Gerelsaikhan T, Munkhtuja B, Oyunsuren T. 1995. A major founder Y-chromosome haplotype in Amerindians. Nat Genet 11:15-16.

Pielou EC. 1992. After the ice age: the return of life to glaciated North America. Chicago: University of Chicago Press.

Price AL, Patterson N, Yu F, Cox DR, Waliszewska A, McDonald GJ, Tandon A, Schirmer C, Neubauer J, Bedoya G, Duque C, Villegas A, Bortolini MC, Salzano FM, Gallo C, Mazzotti G, Tello-Ruiz M, Riba L, Aguilar-Salinas CA, Canizales-Quinteros S, Menjivar M, Klitz W, Henderson B, Haiman CA, Winkler C, Tusie-Luna T, Ruiz-Linares A, Reich D. 2007. Am J Hum Genet 80:1024-1036.

Raghavan M, Skoglund P, Graf KE, Metspalu M, Albrechtsen A, Moltke I, Rasmussen S, Stafford TW Jr, Orlando L, Metspalu E, Karmin M, Tambets K, Rootsi S, Mägi R, Campos PF, Balanovska E, Balanovsky O, Khusnutdinova E, Litvinov S, Osipova LP, Fedorova SA, Voevoda MI, DeGiorgio M, Sicheritz-Ponten T, Brunak S, Demeshchenko S, Kivisild T, Villems R, Nielsen R, Jakobsson M, Willerslev E. 2014. Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans. Nature 505:87-91.

Ramachandran S, Deshpande O, Roseman CC, Rosenberg NA, Feldman MW, Cavalli-Sforza LL. 2005. Support from the relationship of genetic and geographic distance in human populations for a serial founder effect originating in Africa. Proc Natl Acad Sci U S A 102:15942-15947.

Ramallo V, Bisso-Machado R, Bravi C, Coble MD, Salzano FM, Hünemeier T, Bortolini MC. 2013. Demographic expansions in South America: enlightening a complex scenario with genetic and linguistic data. Am J Phys Anthropol 150:453-463.

Ray N, Wegmann D, Fagundes NJ, Wang S, Ruiz-Linares A, Excoffier L. 2010. A statistical evaluation of models for the initial settlement of the American continent emphasizes the importance of gene flow with Asia. Mol Biol Evol 27:337-345.

Reich D, Patterson N, Campbell D, Tandon A, Mazieres S, Ray N, Parra MV, Rojas W, Duque C, Mesa N, García LF, Triana O, Blair S, Maestre A, Dib JC, Bravi CM, Bailliet G, Corach D, Hünemeier T, Bortolini MC, Salzano FM, Petzl-Erler ML, Acuña-Alonzo V, Aguilar-Salinas C, Canizales-Quinteros S, Tusié-Luna T, Riba L, Rodríguez-Cruz M, Lopez-Alarcón M, Coral-Vazquez R, Canto-Cetina T, Silva-Zolezzi I, Fernandez-Lopez JC, Contreras AV, Jimenez-Sanchez G, Gómez-Vázquez MJ, Molina J, Carracedo A, Salas A, Gallo C, Poletti G, Witonsky DB, Alkorta-Aranburu G, Sukernik RI, Osipova L, Fedorova SA, Vasquez R, Villena M, Moreau C, Barrantes R, Pauls D, Excoffier L, Bedoya G, Rothhammer F, Dugoujon JM, Larrouy G, Klitz W, Labuda D, Kidd J, Kidd K, Di Rienzo A, Freimer NB, Price AL, Ruiz-Linares A. 2012. Reconstructing Native American population history. Nature 488:370–374.

Reich D, Green RE, Kircher M, Krause J, Patterson N, Durand EY, Viola B, Briggs AW, Stenzel U, Johnson PL, Maricic T, Good JM, Marques-Bonet T, Alkan C, Fu Q, Mallick S, Li H, Meyer M, Eichler EE, Stoneking M, Richards M, Talamo S, Shunkov MV, Derevianko AP, Hublin JJ, Kelso J, Slatkin M, Pääbo S. 2010. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. Nature 468:1053-1060.

Roewer L, Nothnagel M, Gusmão L, Gomes V, González M, Corach D, Sala A, Alechine E, Palha T, Santos N, Ribeiro-Dos-Santos A, Geppert M, Willuweit S, Nagy M, Zweynert S, Baeta M, Núñez C, Martínez-Jarreta B, González-Andrade F, Fagundes de Carvalho E, da Silva DA, Builes JJ, Turbón D, Lopez Parra AM, Arroyo-Pardo E, Toscanini U, Borjas L, Barletta C, Ewart E, Santos S, Krawczak M. 2013. Continent-wide decoupling of Y-chromosomal genetic variation from language and geography in Native South Americans. PLoS Genet 9:e1003460.

Rodrigues AD. 2002. Línguas brasileiras: para o conhecimento das línguas indígenas, 4th ed. São Paulo: Edições Loyola.

Rodrigues AD. 1964. Classificação do tronco linguístico Tupi. Rev Antropol 12:99–104.

Rosenberg NA, Pritchard JK, Weber JL, Cann HM, Kidd KK, Zhivotovsky LA, Feldman MW. 2002. Genetic structure of human populations. Science 298:2381-2385.

Ruiz-Linares A, Ortíz-Barrientos D, Figueroa M, Mesa N, Múnera JG, Bedoya G, Vélez ID, García LF, Pérez-Lezaun A, Bertranpetit J, Feldman MW, Goldstein DB. 1999. Microsatellites provide evidence for Y chromosome diversity among the founders of the New World. Proc Natl Acad Sci U S A 96:6312-6317.

Russell N. 2006. Collective memory before and after Halbwachs. French Rev 79:792–804.

Salzano FM, Bortolini MC. 2002. Evolution and genetics of Latin American populations. Cambridge: Cambridge University Press.

Salzano FM, Callegari-Jacques SM. 1988. South American Indians: a case study in evolution. Oxford Science Publications. New York: Oxford University Press.

Salzano FM. 2009. The Fission-Fusion concept. Curr Anthropol 50:959.

Salzano FM, Gershowitz H, Mohrenweiser H, Neel JV, Smouse PE, Mestriner MA, Weimer TA, Franco MH, Simões AL, ConstansJ, Oliveira AE, de Melo E Freitas MJ. 1986. Gene flow across tribal barriers and its effect among the Amazonian Içana River Indians. Am J Phys Anthropol 69:3–14.

Sánchez-Quinto F, Botigué LR, Civit S, Arenas C, Avila-Arcos MC, Bustamante CD, Comas D, Lalueza-Fox C. 2012. North African populations carry the signature of admixture with Neandertals. PLoS One 7:e47765.

Sans M, Figueiro G, Hidalgo PC. 2012. A new mitochondrial C1 lineage from the prehistory of Uruguay: population genocide, ethnocide, and continuity. Hum Biol 84:287-305.

Sans M. 2000. Admixture studies in Latin America: from the 20th to the 21st century. Hum Biol 72:155-177.

Santos RV, Fry PH, Monteiro S, Maio MC, Rodrigues JC, Bastos-Rodrigues L, Pena SDJ. 2009. Color, race, and genomic ancestry in Brazil: dialogues between anthropology and genetics. Curr Anthropol 50:787-819.

Santos FR, Bonatto SL, Bortolini MC. 2007. Molecular evidence from contemporary indigenous populations to the Peopling of America. In: Santos C and Lima M. (Org.). Recent advances in molecular biology and evolution: Applications to biological anthropology. Kerala: Research Signpost. p 1-13.

Santos FR, Pandya A, Tyler-Smith C, Pena SDJ, Schanfield M, Leonard WR, Osipova L, Crawford MH, Mitchell RJ. 1999. The Central Siberian origin for native American Y chromosomes. Am J Hum Genet 64:619-628.

Santos-Lopes SS, Pereira RW, Wilson IJ, Pena SD. 2007. A worldwide phylogeography for the human X chromosome. PLoS One 2:e557.

Schmitz PI. 1997. Migrantes da Amazônia: a tradição Tupi-Guarani. In: Kern AA (org) Arqueologia pré-histórica do Rio Grande do Sul, 2nd ed. Porto Alegre: Mercado Aberto. p 295–330.

Schroeder KB, Schurr TG, Long JC, Rosenberg NA, Crawford MH, Tarskaia LA, Osipova LP, Zhadanov SI, Smith DG. 2007. A private allele ubiquitous in the Americas. Biol Lett 3:218-223.

Schurr TG, Sherry ST. 2004. Mitochondrial DNA and the peopling of the Americas: evolutionary and demographic evidence. Am J Hum Biol 16:420-439.

Schwartz JH, Tattersall I. 2010. Fossil evidence for the origin of Homo sapiens. Am J Phys Anthropol 143:94-121.

Scozzari R, Cruciani F, Malaspina P, Santolamazza P, Ciminelli BM, Torroni A, Modiano D, Wallace DC, Kidd KK, Olckers A, Moral P, Terrenato L, Akar N, Qamar R, Mansoor A, Mehdi SQ,

Meloni G, Vona G, Cole DE, Cai W, Novelletto A. 1997. Differential structuring of human populations for homologous X and Y microsatellite loci. Am J Hum Genet 61:719-733.

Seielstad M, Yuldasheva N, Singh N Underhill P, Oefner P, Shen P, Wells RS. 2003. A novel Y-chromosome variant puts an upper limit on the timing of first entry into the Americas. Am J Hum Genet 73:700–705.

Spuhler J. 1972. Genetic, linguistic and geographical distances in native North America. In: Weiner J, Huizinga J, editors. The assessment of population affinities in man. Oxford: Oxford University Press. p 73–95.

Starikovskaya YB, Sukernik RI, Schurr TG, Kogelnik AM, Wallace DC. 1998. mtDNA diversity in Chukchi and Siberian Eskimos: implication for the genetic history of Ancient Beringia and the peopling of the New World. Am J Hum Genet 63:1473-1491.

Stone AC, Stoneking M. 1998. mtDNA analysis of a prehistoric Oneota population: implications for the peopling of the New World. Am J Hum Genet 62:1153-1170.

Stoneking M. 1994. Mitochondrial DNA and human evolution. J Bioenerg Biomembr 26:251-259.

Suwa G, Asfaw B, Kono RT, Kubo D, Lovejoy OC, White TD. 2009. The Ardipithecus ramidus skull and its implications for hominid origins. Science 326:681-687.

Tamm E, Kivisild T, Reidla M, Metspalu M, Smith DG, Mulligan CJ, Bravi CM, Rickards O, Martinez-Labarga C, Khusnutdinova EK, Fedorova SA, Golubenko MV, Stepanov VA, Gubina MA, Zhadanov SI, Ossipova LP, Damba L, Voevoda MI, Dipierri JE, Villems R, Malhi RS. 2007. Beringian standstill and spread of Native American founders. PLoS One 2:e829.

Tarazona-Santos E, Santos FR. 2002.The peopling of the Americas: a second major migration? Am J Hum Genet 70:1377-1380.

Tarazona-Santos E, Carvalho-Silva DR, Pettener D, Luiselli D, De Stefano GF, Labarga CM, Rickards O, Tyler-Smith C, Pena SDJ, Santos FR. 2001. Genetic differentiation in South Amerindians is related to environmental and cultural diversity: evidence from the Y chromosome. Am J Hum Genet 68:1485-1496.

Tattersall I. 1997. Out of Africa again... and again? Sci Am 276:60-67.

The Y Chromosome Consortium. 2002. A nomenclature system for the tree of human Y-chromosomal binary haplogroups. Genome Res 12:339-348.

Torroni A, Sukernik RI, Schurr TG Starikorskaya YB, Cabell MF, Crawford MH, Comuzzie AG, Wallace DC. 1993. mtDNA variation of aboriginal Siberians reveals distinct genetic affinities with Native Americans. Am J Hum Genet 53:591–608.

Torroni A, Schurr TG, Yang C-C, Szathmary EJE, Williams RC, Schanfield MS, Troup GA, Knowler WC, Lawrence DN, Weiss KM, Wallace DC. 1992. Native American mitochondrial DNA analysis indicates that the Amerind and the Nadene populations were founded by two independent migrations. Genetics 130:153-162.

Underhill PA, Jin L, Zemans R, Oefner PJ, Cavalli-Sforza LL. 1996. A pre-Columbian Y chromosome-specific transition and its implications for human evolutionary history. Proc Natl Acad Sci USA 93:196-200.

Underhill PA, Kivisild T. 2007. Use of Y Chromosome and Mitochondrial DNA Population Structure in Tracing Human Migrations. Annu Rev Genet 41:539-564.

Urban G. 1998. A história da cultura brasileira segundo as línguas nativas. In: Carneiro da Cunha M, organizer. História dos índios no Brasil. São Paulo: Companhia das Letras. p 87–102.

Urban G. 1996. On the geographical origins and dispersion of Tupian languages. Rev Antropol 39:61–104.

Vigilant L, Stoneking M, Harpending H, Hawkes K, Wilson AC. 1991. African populations and the evolution of human mitochondrial DNA. Science 253:1503-1507.

Wang S, Ray N, Rojas W, Parra MV, Bedoya G, Gallo C, Poletti G, Mazzotti G, Hill K, Hurtado AM, Camrena B, Nicolini H, Klitz W, Barrantes R, Molina JA, Freimer NB, Bortolini MC, Salzano FM, Petzl-Erler ML, Tsuneto LT, Dipierri JE, Alfaro EL, Bailliet G, Bianchi NO, Llop E, Rothhammer F, Excoffier L, Ruiz-Linares A. 2008. PLoS Genet 4:e1000037.

Wang S, Lewis CM, Jakobsson M, Ramachandran S, Ray N, Bedoya G, Rojas W, Parra MV, Molina JA, Gallo C, Mazzotti G, Poletti G, Hill K, Hurtado AM, Labuda D, Klitz W, Barrantes R, Bortolini MC, Salzano FM, Petzl-Erler ML, Tsuneto LT, Llop E, Rothhammer F, Excoffier L, Feldman MW, Rosenberg NA, Ruiz-Linares A. 2007. Genetic variation and population structure in Native Americans. PLoS Genet 3:e185.

Wells RS, Yuldasheva N, Ruzibakiev R, Underhill PA, Evseeva I, Blue-Smith J, Jin L, Su B, Pitchappan R, Shanmugalakshmi S, Balakrishnan K, Read M, Pearson NM, Zerjal T, Webster MT, Zholoshvili I, Jamarjashvili E, Gambarov S, Nikbin B, Dostiev A, Aknazarov O, Zalloua P, Tsoy I, Kitaev M, Mirrakhimov M, Chariev A, Bodmer WF. 2001. The Eurasian heartland: a continental perspective on Y-chromosome diversity. Proc Natl Acad Sci USA 98:10244–10249.

White TD, Asfaw B, Degusta D, Gilbert H, Richards GD, Suwa G, Clark H. 2003. Pleistocene Homo sapiens from Middle Awash, Ethiopia. Nature 423:742-747.

White TD, Asfaw B, Beyene Y, Haile-Selassie Y, Lovejoy OC, Suwa G, Wolde Gabriel G. 2009. Ardipithecus ramidus and the paleobiology of early hominids. Science 326:75-86.

Yong E. 2013. Americas' natives have European roots. Nature News & Comment 20 November 2013.

Zegura SL, Karafet TM, Zhivotovsky LA, Hammer MF. 2004. High-Resolution SNPs and microsatellite haplotypes point to a single, recent entry of Native American Y chromosomes into the Americas. Mol Biol Evol 21:164-175.

CAPÍTULO 17. APORTES DE LA PALEOGENÉTICA A LA COMPRENSIÓN DE LA FILOGENIA DE *HOMO SAPIENS.*

CRISTINA B. DEJEAN[1]

[1] Universidad Maimónides, Buenos Aires, Argentina. dejeancr@gmail.com

1. INTRODUCCIÓN

En los últimos 35 años la paleogenética ha permitido, a partir de ADN antiguo preservado en restos esqueletales de antigüedad variable, obtener datos genéticos valiosos provenientes de especies o individuos que nos precedieron. En particular, en los últimos 10 años los avances de la biología molecular han hecho posible el estudio de ADN genómicos completos en restos de una antigüedad cada vez mayor. El desarrollo de este campo disciplinar novedoso y sorprendente, ha logrado develar información sobre nuestros orígenes mediante el análisis del ADN preservado de manera notoria en los restos óseos de varias muestras del registro fósil homínido. Disponemos en la actualidad de resultados sobre la composición genética de nuestros ancestros y datos sobre las posibles relaciones filogenéticas entre ellos.

En una primera sección introduciremos este campo disciplinar con una breve referencia a la metodología de trabajo en la paleogenética, pero en especial en este capítulo se intentará brindar la información que existe en referencia al origen de nuestra especie *Homo sapiens*, en particular, aquella que ha surgido del análisis del ADN antiguo. El surgimiento de los humanos modernos ha sido siempre una temática que ha ocupado gran parte del interés de los paleoantropólogos. Durante los años ´80, dos teorías extremas se disputaban la razón para explicar el surgimiento y la distribución de nuestra especie: la teoría *Out of Africa,* referida al origen único africano, o de la Eva mitocondrial o del reemplazo (Stringer y Andrews, 1988) y la del origen multi-regional o del candelabro (Wolpoff et al, 1984), que discutiremos más adelante.

Durante el desarrollo de este capítulo se describirán los hallazgos de la paleogenética que han contribuido a comprender cómo ha surgido nuestra especie, que son los referentes a la relación existente entre nuestra especie y la de otros *Homo*. Partiremos de la idea inicial de la teoría de la Eva Africana, basada fundamentalmente en los resultados del ADN mitocondrial (Cann et al. 1987), que involucraba el reemplazo total de las otras especies de *Homo* que habitaban el planeta por los *sapiens* en su expansión fuera de África hace unos 40.000 años. Se presentará la evidencia que conduce hacia la aceptación de un cierto grado de hibridación entre los individuos de este género,

Para completar la información disponible se presentan dos nuevos aportes que han modificado la visión de la evolución homínida reciente: por un lado el inesperado hallazgo que se hizo a partir de un molar y una falange provenientes de la cueva de Denisova, en Asia, que se postulan como pertenecientes a una nueva especie, descripta exclusivamente a partir del su ADN analizado mediante las nuevas técnicas de secuenciación directa disponibles. El segundo aporte, publicado en diciembre de 2013, el del ADN más antiguo de un ancestro humano, como es el caso del mitogenoma de un *Homo heidelbergensis* de la Sima de los huesos, sitio ubicado en el Yacimiento español de Atapuerca, datado en más de 300.000 años antes del presente (Meyer et al. 2014).

Para concluir se analizan los últimos hallazgos que sugieren que los humanos modernos somos el resultados de un sustrato genético mayoritariamente africano con aportes de los otros grupos que poblaban el planeta antes y durante la expansión de los *Homo sapiens* actuales.

2. ANÁLISIS DE ADN ANTIGUO

El campo de la paleogenética o arqueogenética se viene desarrollando desde los 80, cuando se reportan las primeras extracciones de ADN y poco más tarde las primeras amplificaciones de muestras antiguas. Las técnicas se han ido refinando en ambos casos y la antigüedad del ADN recuperado es cada vez mayor. El material genético se encuentra presente en diferentes tejidos y puede extraerse para ser analizado por diferentes método (puede verse Crespo et al. 2010 para una revisión más completa). Los tejidos a partir de los cuales puede extraerse el material genético son habitualmente fragmentos óseos y piezas dentales; sin embargo también se han analizado con éxito cabello (Rasmussen et al. 2008) y coprolitos (Gilbert et al 2010). Habitualmente, el ADN antiguo ha sufrido procesos de degradación en grados variables, el estado de conservación depende de las condiciones ambientales del sitio donde estaban los restos y/o del museo donde se encontraban

depositados desde su hallazgo. Los lugares secos y fríos tienden a preservar mejor la integridad de la molécula de ADN que se encuentra en los restos esqueletales. Esto es así pues una vez producida la muerte de los seres vivos, los ácidos nucleicos sufren deterioros que tienen que ver con procesos químicos cómo la oxidación y la hidrólisis que pueden modificar las bases nucleotídicas en cuanto a sus sustituyentes, y producen cortes de la cadena original en fragmentos de muy pocos pares de bases quedando solamente pequeños porciones amplificables (Hofreiter et al. 2001). Las nuevas técnicas de secuenciación directa, como su nombre lo indica, obvian el paso de amplificación y rearman la cadena original a partir de lecturas directas de los pequeños fragmentos de ADN remanentes, facilitando la obtención de genomas completos.

La contaminación de los especímenes a examinar con ADN moderno constituye uno de los problemas a considerar cuando se trabaja con ADN antiguo. Todas las tareas que involucran la manipulación y extracción del material genético así como su ulterior análisis deben llevarse a cabo extremando las precauciones para eliminar contaminantes presentes previamente en las muestras además de evitar introducir ADN actual exógeno de los operadores que intervienen en los procesos así como también controlar la presencia de ADN humano moderno en el instrumental y en los reactivos de laboratorio, asegurándose de esa forma de obtener resultados confiables y reproducibles. Numerosos investigadores han estudiado y desarrolllado procedimientos para obviar el problema de los contaminantes (Cooper y Poinar 2000; Hofreiter et al. 2001; Kaestle y Horsburgh 2002; Hummel 2003; Pääbo et al. 2004). Siempre se asume que el material llega contaminado superficialmente, sobre todo si no proviene directamente del sitio donde fue hallado y recuperado, debiéndose proceder a su decontaminación y acto seguido prevenir la contaminación con ADN actual durante los todos procedimientos en el laboratorio.

3. MARCADORES GENÉTICOS

Entre los marcadores habitualmente empleados en el análisis de genética de poblaciones humanas, los uniparentales permiten remitirse al pasado y establecer los linajes a los que pertenecen los individuos. En particular el ADN mitocondrial resulta muy útil para estudios de evolución, dado que se halla presente en gran número de copias por célula y no recombina, reflejando así el linaje materno ancestral del individuo estudiado. Acumula mutaciones de manera secuencial, a una tasa que puede suponerse constante y de esa manera permite rastrear los linajes femeninos humanos y reconstruir

las migraciones del *Homo sapiens* a partir del estudio de sus variantes en poblaciones modernas, e inferir ancestros comunes para los clados mitocondriales actuales. La secuenciación de la región hipervariable I mitocondrial es la región más estudiada en muestras antiguas, aunque ya se logrado recuperar toda la extensión de este genoma relativamente pequeño (16569 pares de bases) en muestras de Neandertales y de la cueva de Denisova.

El marcador de elección para el estudio de los linajes paternos es la región no recombinante del cromosoma Y. Diversas regiones de este cromosoma son empleadas para determinar en un individuo la pertenencia a los distintos linajes paternos, asignándose una profundidad temporal al mismo (Thomson et al. 2000).

Tanto para el ADN mitocondrial como para cromosoma Y se han definido los denominados haplogrupos que comparten un conjunto de características genéticas compartidas, que a su vez se subdividen en haplotipos, que representan clados que poseen además de las características mencionadas, otras adicionales que diferencian un haplotipo de otro. Cada clado se nombra con combinaciones de letras y números y representa un linaje materno o paterno.

En ambos casos estos clados o linajes permiten rastrear la historia evolutiva de los ancestros maternos y paternos incluso ir hacia el pasado de los primeros Homo, reconstruyendo las migraciones a partir de los linajes encontrados en diversas regiones geográficas a través de estudios en grupos humanos actuales, que trazan el camino que recorrieron los Homo sapiens una vez que dejaron África y llegaron en último término al continente Americano (Raff et al., 2011, Cruciani et al., 2011).

4. Marcadores autosómicos y Paleogenomas

Los primeros estudios que se publicaron sobre marcadores genéticos amplificaban fragmentos de ADN (Pääbo et al., 1989), que eran secuenciados y ensamblados para obtener las secuencias individuales. La investigación de genomas parciales o completos a partir de muestras antiguas se ha centrado en buscar algunas características compartidas entre las muestras de nuestros ancestros y los humanos actuales, como se verá más adelante. Pero las técnicas de secuenciación masiva han ido mejorando los resultados obtenidos sobre el material extraído facilitando los análisis ulteriores. La pirosecuenciación, la secuenciación por *shot gun* y lo métodos de alto rendimiento, han posibilitado la obtención de datos de genomas de otras especies, como el mamut (Poinar et al, 2006).

Sin embargo el costo de las nuevas técnicas constituye uno de los límites para ser aplicadas en muchos individuos. Recientemente, Mathias Meyer del equipo del Max Planck dirigido por Svante Pääbo, desarrolló un método que facilita aún más obtener resultados confiables a partir de material antiguo y con una mejor cobertura del genoma a partir de analizar ADN de cadena simple (Meyer et al. 2012).

5. SURGIMIENTO DE LOS HUMANOS MODERNOS

a. DOS TEORÍAS CONTRAPUESTAS

El árbol evolutivo de los humanos actuales se encuentra en constante remodelación. No sólo por los periódicos descubrimientos de nuevos especímenes de homínidos sino también por las distintas interpretaciones de la posición ancestro-descendiente de algunas de las piezas que forman la historia evolutiva. Los árboles filogenéticos que se construyen en base a los restos de paleoespecies son numerosos y variados, cada investigador propone ramificaciones no siempre coincidentes con las de otros (Lewin, 2005). Las especies que forman parte de estos árboles han sido posicionadas en ellos en base a características morfológicas de los restos de homínidos fósiles que nos antecedieron, y nunca podremos saber si algunos de estos individuos representaban especies diferentes o si los mismos conformaban la variabilidad morfológica de una paleoespecie en particular. Además, de muchos de los especímenes que los conforman no se han hallado muchos individuos ni esqueletos completos, por lo tanto algunas de las asignaciones de ancestría o descendencia se hacen en base a inferencias sobre ejemplares únicos de los que solo se han encontrado escasos fragmentos o piezas óseas.

A finales de los ´80, Alan Wilson y su equipo (Cann et al. 1987) publican una primera aproximación de las distancias genéticas entre individuos de distinto origen geográfico través del análisis de apenas 147 muestras de diversos continentes a excepción de América, de variantes de ADN mitocondrial humano actual. Detectaron 133 variantes estudiando polimorfismos con 12 enzimas de restricción. En ese primer trabajo pionero parece evidente el origen africano de los humanos actuales: las muestra subsaharianas forman un grupo de similitud que parecen dar origen al resto de las variantes genéticas halladas. Esta información se constituye en el principal soporte de la llamada teoría de reemplazo, “Out of Africa”, o de la Eva mitocondrial. Stringer y Andrews (1988) a partir de estos datos, proponen una teoría para el surgimiento de *Homo sapiens* en el marco de la genética, en

la que sostienen que los humanos modernos surgieron en África hace unos 150-200.000 años antes del presente y que más tarde, hace unos 100.000 años, salieron de allí para migrar hacia Eurasia, como se evidencia en el registro paleoantropológico. Las evidencias de los sitios asociados a *Homo sapiens* y a *Homo neandertalensis*, parecían indicar una convivencia próxima en cercanía pero sin mestizaje, tanto en territorio de Oriente próximo como en Europa. Las diferencias esqueletales entre ambas especies son evidentes, y las industrias líticas asociadas a cada de estas ellas parecen definitivamente distintas. Estos investigadores postulan la migración de esta especie y el reemplazo de los homínidos que ocupaban previamente los territorios por los recién llegados *H. sapiens*, sin ningún tipo de hibridación entre nativos y migrantes.

Wolpoff y colaboradores (1988) proponen una teoría que se opone radicalmente a la anterior. Para ellos los humanos modernos habrían surgido a partir de la migración hace un millón de años de *Homo erectus* desde África hacia el resto de los continentes donde fueron evolucionando en paralelo, constituyendo diferentes ramas que condujeron a la especie *H. sapiens* actual, desde la península ibérica hasta el extremo este de Asia. La unidad de nuestra especie, según ellos, se habría mantenido por un constante flujo genético entre todos los *Homo* que habitaban Eurasia. La teoría de la Eva mitocondrial es criticada duramente por estos investigadores. Por un lado se dice que el reloj molecular no es preciso, dado que desconocemos si la velocidad de mutación ha sido constante a lo largo de todo este tiempo evolutivo. Por otro lado, se argumenta que dado que parte de la variabilidad original de los linajes femeninos se ha perdido, su diversidad actual no refleja aquella de nuestros ancestros. Se argumenta a favor de esta postura que muchas mujeres podrían no haber tenido hijos y otras solo hijos varones, por lo que parte de la diversidad genética de los humanos modernos se habría perdido para siempre. Según Wolpoff, los fósiles de Java son la prueba de ancestros cercanos que se asemejan a la morfología de los *H. erectus* y muestran continuidad entre ellos. En el 2000, Wolpoff vuelve a publicar un trabajo donde aclara que su teoría propone un origen multi-regional, y no orígenes múltiples (Wolpoff et al., 2000).

Mientras tanto se iban acumulando datos de marcadores uni y biparentales a partir de poblaciones modernas que continuaban sustentando el origen único de los humanos en el continente africano, donde se encontraba la mayor diversidad genética para el ADN mitocondrial , el cromosoma Y (Jobling y Tyler-Smith 2003) y los marcadores de herencia biparental (Zhivotovsky et al., 2003).

6. Genética de los Neandertales

a. ADN mitocondrial, Neandertales y Cro-Magnon, los primeros estudios

Hace unos 20 años, Pääbo y su equipo (Krings, M. et al, 1997) publican en Cell, la primer secuencia de la región control del ADN mitocondrial de un Neandertal, procedente del ejemplar descubierto en 1856, cerca de Düsseldorf, Alemania. En este estudio, clonan y determinan que la secuencia no tiene afinidad con la de *H. sapiens* actuales.

A partir de allí las secuencias se suceden, y se obtienen nuevos datos de diversos restos como los de Mezmaikaya (Norte del Caúcaso, 29.000 AP) y Vindija (Croacia, 42.000 AP), (Ovchinnikov, 2000; Krings, 2000). Todas las muestras de neandertales aparecen alejadas del núcleo de similitud que formaban las de los humanos actuales. Sin embargo, estos trabajos son cuestionados pues las comparaciones han sido contra muestras modernas y no con muestras de Cro-Magnon contemporáneos de los primeros (Relethford y Harding, 2001). Estos datos no aclaraban si esa separación era real o era el producto de comparar dos conjuntos mitocondriales separados por varios miles de años. ¿Realmente no formaban parte de la misma especie o era un error surgido por no comparar con ADNmt de *Homo sapiens* temprano?

Es así que en 2003 Caramelli et al. (2003) y en 2004 Serré et al. (2004) secuencian parte de la región hipervariable mitocondrial en 2 y 5 individuos respectivamente. Los análisis muestran una clara separación entre las poblaciones de Neandertales y de humanos modernos donde se apreciaba claramente que las muestras de Cro-Magnon, aparecen dentro del cúmulo de secuencias modernas y siempre alejadas genéticamente de las de Neandertales.

Finalmente el grupo de Svante Pääbo descifra el genoma mitocondrial completo empleando técnicas de alto rendimiento a partir de un individuo datado en 38.000 años de antigüedad, a partir de apenas 300 mg de hueso (Green et al. 2008) Con la secuencia pueden comparar las diferencias en composición aminoacídica de las proteínas codificadas con respecto a las de los humanos anatómicamente modernos, hallándose mayor divergencia en el caso de la subunidad 2 de la citocromo-oxidasa c. Una vez más, al construir un árbol de distancia genética la secuencia neandertal se aleja de las 10 secuencias modernas contra las que se la compara. No sólo eso: a partir de los datos de 12 secuencias mitocondriales neandertales, Fabre et al (2009) publican un estudio en el que

analizan varios modelos para relacionarlas, llegando a la conclusión que no parecen un grupo único sino que pueden dividirlas en tres grupos: uno en Europa occidental, uno en la parte sur y el tercero en Asia occidental, indicando la existencia de variabilidad dentro del grupo.

Con los datos de las secuencias de ADN mitocondrial neandertal, podría decirse que estos no tienen ninguna representación en las poblaciones humanas actuales. Si realmente hubiera habido contribución al acervo génico mitocondrial por parte de los Neandertales, algunos de nosotros seríamos portadores de linajes cuyas secuencias podrían relacionarse con alguna de las descriptas en los individuos de esta especie. Sin embargo, no podemos descartar que en el futuro alguien las descubra. Las evidencias con las que contamos hasta el momento indican que las mujeres neandertales parecen no haber aportado linajes maternos a la humanidad actual o que sus descendientes femeninas tuvieran una fertilidad reducida o no fueran viables.

b. GENOMAS NUCLEARES

El equipo liderado por Svante Pääbo en su laboratorio del Instituto Max Planck de Leipzig se aboca a la investigación en paleogenomas empleando las técnicas más modernas de secuenciación. Empleando una de ellas, la pirosecuenciación se obtiene la secuencia del primer millón de pares de bases nucleares del genoma nuclear Neandertal, a partir de un hueso de un individuo proveniente de la cueva de Vindija, en Croacia (Green et al. 2006). Considerando las diferencias con el genoma de humanos modernos se estima un tiempo divergencia de unos 500.000 años entre humanos actuales y neandertales, tomando como referencia para las estimaciones la separación entre humanos y chimpancés en 6.500.000 años antes del presente. Estos primeros resultados sugerían algún grado de contribución de los neandertales al genoma del *sapiens* actual. En ese momento los autores supusieron la existencia de alguna contaminación proveniente de ADN moderno en las secuencias. Otros investigadores, en la misma semana pero con una metodología clásica publican 65.000 pares de bases (Noonan et al, 2006).

En 2010 el equipo del Max Planck publica el primer borrador, como lo llaman, del genoma de Neandertal, se trabaja con tres huesos seleccionados. Esta vez con más certeza se anuncia el sorprendente hallazgo de secuencias compartidas entre este genoma y el de *H. sapiens* actual, sugiriendo la posible contribución de los Neandertales a las poblaciones de *H. sapiens* arcaicos (Green et al, 2010). Las evidencias de hibridación parecen irrefutables y las teorías extremas originales sobre

el surgimiento de humanos modernos se hacen más flexibles. Pero como los neandertales nunca habitaron África, resulta lógico encontrar que parecen genéticamente más cercanos a las poblaciones modernas de fuera de África que a las africanas. La estimación para la contribución de alelos neandertales en euroasiáticos es entre el 1 y el 3 %.

Más tarde, una investigación detecta introgresión de secuencias del cromosoma X neandertal en poblaciones no africanas. Este último hallazgo también abona la hipótesis de la contribución genética de neandertales que presentan algunos de los humanos de hoy en día (Yotoba et al. 2011).

El proyecto del Instituto Max Planck para descifrar el genoma de los Neandertales finalmente se completa y se publica en Nature en 2014 (Prüfer et al. 2014), y proviene de un dedo del pie de una mujer. Una Neandertal que vivió hace unos 50.000 años en Siberia, y cuyos padres deben haber estado emparentados de manera cercana. Esto surge a partir de la homocigosidad observada en el genoma. En esta oportunidad vuelven a estimar la proporción de ADN derivado de Neandertales en los humanos no africanos 1.5–2.1%, volviendo a confirmar la hibridación entre ambos grupos. Hay algunos científicos que se animan a predecir que detectando estos relictos de partes genomas de otros homínidos que portamos muchos de nosotros en nuestro acervo génico se podrá reconstruir el genoma, por ejemplo, de los Neandertales (Vernot y Akey, 2014)

c. Genes, alelos y fenotipos

La búsqueda de algunos alelos de genes específicos que podrían resultar interesantes para comparar ambos genomas ha permitido describir algunas características de los humanos actuales presentes ya en los *Homo neandertalensis*. Se han detectado por ejemplo el gen FOXP2 (Krause et al. 2007), y el de la microcefalina (Evans et al 2006), el primero ligado a la producción del lenguaje y el segundo a una variante que se asocia a la microcefalia en humanos modernos, que los autores sugieren que estuvo presente en Neandertales y aparece en algunos humanos modernos como una prueba del aporte de estos a nuestro patrimonio genético.

También se ha determinado la presencia de genes que sugieren que los individuos del sitio de El Sidrón en España habrían sido portadores del alelo O del grupo ABO (Lalueza-Fox et al. 2008) y pelirrojos de piel clara, como un dato más para completar nuestra imagen de estos parientes cercanos (Lalueza-Fox, et al. 2007).

Los genes involucrados en el catabolismo de los lípidos en los europeos actuales parecen tener una estrecha relación con las variantes neandertales (Khrameeva et al, 2014). Estas variantes mostrarían relación con niveles enzimáticos, perfil lipídico e incluso obesidad.

7. Un nuevo actor en escena: el Denisovano

Una falange y un molar hallados en una cueva en las montañas de Altai, en el sur de Siberia, datados entre 30.000 y 50.000 años AP, van a revolucionar la paleogenética. Esta vez se trata de un tipo de homínido desconocido, al que en principio, por lo escaso de los restos hallados no se lo puede asignar a una especie ya descripta. La primer publicación (Krause et al. 2010) reporta la secuenciación del genoma mitocondrial, a partir de 70 mg de hueso de este individuo que resulta a la luz de los resultados mitocondriales, lejano de los humanos modernos, pero casi una especie "hermana" a los neandertales. Los autores sugieren que este individuo, que en realidad es una jovencita, sea asignado a una nueva especie: los Denisovanos, por el nombre de la cueva donde aparecieron los restos, resultando ésta una rama parafilética del linaje que vincula a *H. neandertalensis* y *H. sapiens*.

En el mismo año aparece la publicación (Reich et al. 2010) de parte del genoma de los restos de Denisova: se mapearon más de 82.000.000 de pequeñas secuencias, concluyéndose que también a nivel nuclear, este individuo es diferente a neandertales y sapiens. Al comparar las secuencias obtenidas con las de varios grupos humanos actuales, se encuentra que los melanesios tienen en su genoma alrededor de un 4%, de las secuencias atribuibles al "Denisovano", otra evidencia de aportes desde otros grupos al acervo génico de los humanos actuales.

En 2012, gracias a un desarrollo metodológico de Mathias Meyer, el equipo del Max Planck, consigue secuenciar con una cobertura muy alta el genoma del Denisovano. Se parte en este caso de una librería de ADN de cadena simple que resulta ventajoso, pues de esa manera se duplica su representación, mediante un protocolo que se describe en Meyer et al., (2012). Los autores consiguen una secuencia genómica de muy buena calidad. A partir de ésta estiman la edad del fósil entre 74 y 82.000 años antes del presente. Al cotejar este genoma con el de los Neandertales describen la existencia de un aporte del 0.5% de estos últimos a los Denisovanos. Comparándolo con once grupos de humanos actuales encuentran un 6% de aporte de ADN arcaico a la población de Papúa, un aporte mucho menor a los grupos Han y Dai de China, e incluso se reconoce parte de este ADN en los

Karitiana que hoy habitan la región occidental del Amazonas en Sudamérica. El aporte genético de este nuevo tipo de homínido hacia los ancestros de estos grupos humanos actuales parece haberse producido originalmente en Asia.

8. El ADN homínido antiguo más antiguo

Hace más de 300.000 años en la actual localidad de Ibeas de Juarros, cerca de la ciudad de Burgos, se depositaron al menos 28 cuerpos de individuos asignados a la especie *Homo heidelbergensis*, que fue el ancestro común a *Homo neandertalensis* y *Homo sapiens*. Estos restos presentan incluso algunos rasgos anatómicos que se asimilan a los de Neandertales, y se acumularon en lo que hoy es una sima kárstica, la sima de los Huesos de la Sierra de Atapuerca. Hace pocos meses se ha publicado el primer genoma mitocondrial de uno de ellos, (Meyer et al. 2014). La primera sorpresa de los lectores es la inusual antigüedad del ADN recuperado, que cuadriplica a la de los Neandertales estudiados más antiguos. Pero quizás lo que más sorprende es que al delinear el árbol filogenético de los mitogenomas, estos individuos parecen compartir un ancestro común con los Denisovanos y no con los neandertales. Los autores presentan varios escenarios evolutivos para explicar por qué esta secuencia de unos 400.000 años, calculados por las diferencias en las secuencias, parece más próxima a un individuo asiático más moderno. Una de las más interesantes es la de un probable antepasado común que aportó el genoma a la población de Sima de los Huesos y al grupo ancestral de los Denisovanos. Estos autores aclaran que para poder establecer claramente la posición de los homínidos de Sima de los Huesos será necesario descifrar su genoma nuclear.

9. Epigenética a partir de ADN antiguo

La epigenética y sus consecuencias han ido ganando espacio en la investigación en las últimas décadas. La metilación del ADN parece regular de una forma suplementaria la información escrita en los genes y su expresión en los organismos (Bedregal et al., 2010). Pero evaluar la metilación de las bases del ADN en un material degradado y fragmentado como el de un individuo que vivió hace uno 40.000 años, no parece tarea fácil. Sin embargo, Gokman y colaboradores publicaron en mayo de 2014 la reconstrucción de los mapas de metilación del Neandertal y del Denisovano. Al comparar éstos con el mapa de metilación de los humanos actuales, han identificado unas 2.000 diferencias en regiones modificadas por metilación empleando una técnica que permite deducir en una secuencia la presencia de citosinas metiladas. En particular, observaron una metilación sustancial

en el gen HOX D, que podría ser responsable de las diferentes características anatómicas que presentan Neandertales y humanos actuales.

10. UNA REVISIÓN DE LAS TEORÍAS DE SURGIMIENTO DEL *HOMO SAPIENS*

Disponer del genoma de los Neandertales y del Denisovano nos ha permitido a partir de la comparación de los mismos con secuencias modernas inferir el origen de algunos de los alelos que conforman el acervo génico de la humanidad actual. Resulta interesante reconocer que fue Rebecca Cann en 2001 quien afirmó que, a pesar de los espectaculares resultados que se esperaban de los análisis de ADN de muestras antiguas, los estudios en poblaciones actuales iban a aclarar algunos de los interrogantes sobre las fuerzas evolutivas que actuaron sobre nuestros ancestros y la composición de su genoma. Hoy podría decirse que mediante el análisis de genomas modernos y antiguos se ha permitido interpretar parte de la filogenia del *Homo sapiens*. El equipo de Michael Hammer ha descripto en un afroamericano que envió su ADN a una empresa comercial para averiguar su ancestría un cromosoma Y cuya raíz en África parece remontarse a una antigüedad mucho mayor que cualquier otro linaje paterno conocido: unos 338.000 años antes del presente. La baja frecuencia del mismo sugiere una introgresión arcaica, antes del surgimiento de los primeros humanos modernos africanos, hacia sus ancestros (Mendez et al. 2013)

Se ha verificado incluso el probable aporte a nuestros ancestros pre-modernos de grupos africanos cuyos bloques de secuencias muy antiguas aún pueden detectarse en nuestros genomas (Hammer et al. 2011). En una muestra de un individuo masculino se ha detectado un linaje Y totalmente diferente de todos los descriptos hasta ahora en la humanidad actual, que parece tener una antigüedad superior a la del resto de todos los cromosomas estudiados. ¿Encontraremos también alguna vez algún linaje mitocondrial cercano al de los Neandertales o al de los Denisovanos, o diferente de los que conocemos? No podemos predecirlo, pero tampoco descartarlo.

La evidencia de aportes de otros homínidos se acumula: con la información de la que disponemos se acepta que la mayoría de nuestro ADN proviene de África, pero se encuentra entremezclado con fracciones de ADN más antiguo. Aunque, como la presencia del ADN de Neandertales es muy poco frecuente se supone que el mestizaje fue muy esporádico. En una revisión reciente, Veeramah y Hammer (2014) proponen un modelo de introgresión arcaica de otros grupos de

Homo en la rama que más tarde originó a los *Homo sapiens* en África, combinado con la aceptación del modelo de origen africano con más hibridación a la salida de este continente.

11. CONCLUSIONES

A partir de los hallazgos paleogéneticos y de su análisis con herramientas bioinformáticas y comparación de los genomas de las especies que nos precedieron con los de los humanos actuales, podríamos concluir que los *Homo sapiens* y sus ancestros habrían convivido con otros grupos hoy extintos, y podría haber ocurrido hibridación con aquellas que fueron sus contemporáneas La aparición del Denisovano en escena sugiere que es mucho lo que ignoramos sobre la existencia de otros homínidos en el planeta que han convivido y se han hibridado con los humanos modernos.

Si bien hasta el momento no se han detectado aportes de linajes maternos de especies no *sapiens* entre los humanos actuales, algunos clados de cromosomas Y y algunas variantes alélicas nucleares lo testifican. La hibridación parece sin dudas haber sido frecuente, el acervo genético de la población humana actual parece provenir de manera mayoritaria de aquellos primeros individuos que surgieron en África hace unos 190.000 años, algunos de los cuales dejaron su tierra natal hace unos 40.000 para cruzar hacia Eurasia, como ya lo habían hecho sus ancestros. En su derrotero hacia nuevos horizontes se encontraron con los descendientes de aquellos primeros migrantes: Neandertales y Denisovanos, con quienes esporádicamente se mestizaron. Las huellas genéticas de ese mestizaje aún se encuentran en los genomas de los no africanos. A medida que sea posible analizar nuevos datos de ADN antiguo, quizás podamos mejorar nuestra compresión de la historia evolutiva humana que se perfila mucho más compleja de lo que se imaginaba hace unos 30 años.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Bedregal P, Shand B, Santos M, Ventura-Juncá P. 2010. Aportes de la epigenética a la comprensión del desarrollo del ser humano. Rev Méd Chile 138: 366-372.

Cann RL, Stoneking M, Wilson AC. 1987. Mitochondrial DNA and human evolution. Nature 325:31-36.

Cann RL. 2001. Genetic clues to dispersal in human populations: Retracing the past from the present. Science 291:1742-1748.

Caramelli D, Lalueza-Fox C, Vernesi C, Lari M, Casoli A, Mallegni F, Chiarelli B, Dupanloup I, Bertranpetit J, Barbujani G, Bertorelle G. 2003. Evidence for a genetic discontinuity between Neandertals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans. Proc Natl Acad Sci U S A 100: 6593-6597.

Cooper A, Poinar H. 2000. Ancient DNA: Do it Right or Not to All. Science 289:1139.

Crespo CM, Dejean CB, Postillone MB, Lanata JL, Carnese FR. 2010. Historias en código genético. Los aportes de los estudios de ADN antiguo en antropología y sus implicancias éticas. Runa 31(1-2):153-174.

Cruciani, F., Trombetta, B., Massaia, A., Destro-Bisol, G., Sellitto,D., and Scozzari, R. (2011). A revised root for the humanY chromosomal phylogenetic tree: The origin of patrilineal diversity in Africa. Am. J. Hum. Genet. 88, 814–818.

Evans, PD et al, 2006. Evidence that the adaptative allele of the brain size gene microcephalin introgressed into Homo sapiens from an archaic Homo lineage. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 103: 18178-18183.

Fabre, V, Condemi S, y Degioanni A. 2009. Genetic evidence of geographical groups among the Neanderthals. Plos One, 4(4): e5151.

Gilbert MTP, Jenkins DL, Götherstrom A, Naverán N, Sánchez JJ, Hofreiter M, Thomsen PF, Binladen J, Higham TFG, Yohe II RM, Parr R, Scout Cummings L, Willerslev E. 2008. DNA from pre-Clovis human coprolites in Oregon, North America. Science, 320: 786–789.

Gokhman D, Lavi E, Prüfer K, Fraga MF, Riancho JA, Kelso J, Pääbo S, Meshorer E, Carmel L. 2014. Reconstracting the DNA methylation maps of the Neandertal and the Denisovan. Science 344: 523-527.

Green RE, Krause J, Ptak SE, Briggs AW, Ronan MT, Simons JF, Du L, Egholm M, Rothberg JM, Paunovic M, Pääbo S. 2006. Analysis of one million base pair of Neandertal DNA. Nature 444: 330-336.

Green RE, Malaspinas AS, Krause J, Briggs AW, Johnson PL, Uhler C, Meyer M, Good JM, Maricic T, Stenzel U, Prüfer K, Siebauer M, Burbano HA, Ronan M, Rothberg JM, Egholm M, Rudan P, Brajkovic D, Kucan Z, Gusic I, Wikström M, Laakkonen L, Kelso J, Slatkin M, Pääbo S. 2008. A complete Neandertal mitochondrial genome sequence determined by high-throughput sequencing. Cell 134: 416-426.

Green RE, Krause J, Briggs AW, Maricic T, Stenzel U, Kircher M, Patterson N, Li H, Zhai W, Hsi-Yang Fritz M, Hansen NF, Durand EY, Malaspinas AS, Jensen JD, Marques-Bonet M, Alkan C, Prüfer K, Meyer M, Burbano HA, Good JM, Schultz R, Aximu-Petri A, Butthof A, Höber B, Höffner B, Siegemund M, Weihmann A, Nusbaum S, Lander ES, Russ C, Novod N, Affourtit J, Egholm M, Verna C, Rudan P, Brajkovic D, Kucan Z, Gusic I, Doronichev VB, Golovanova LV, Lalueza-Fox C, de la Rasilla M, Fortea J, Rosas A, Schmitz RW, Johnson PLF, Eichler EE, Falush D, Birney E, Mullikin JC, Slatkin M, Nielsen R, Kelso J, Lachmann M, Reich D, Pääbo S. 2010. A draft sequence of the Neandertal genome. Science 328: 710-722.

Hammer, M. F., Woerner, A. E., Mendez, F. L., Watkins, J. C., & Wall, J. D. (2011). Genetic evidence for archaic admixture in Africa. Proceedings of the National Academy of Sciences, 108(37), 15123-15128.

Hofreiter, M., 2001. Ancient DNA. Genetics. 2:353-359.

Hummel, S. 2003. Ancient DNA typing. Methods, strategies and applications. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg. New York.

Jobling MA, Tyler-Smith C. 2003. The human Y chromosome: an evolutionary marker comes of age. Nature Reviews Genetics 4:598-612.

Kaestle, F. y Horsburgh, K., 2002. Ancient DNA in Anthropology: Methods, Apliccations and Ethics. Yearbook of Physical Anthropology. 45:92-130.

Khrameeva EE, Bozek K, He L, Yan Z, Jiang X, Wei Y, Tang K, Gelfand MS, Prüfer K, Kelso J, Pääbo S, Giavalisco P, Lachmann M, Khaitovich P. 2014. Neanderthal ancestry drives evolution of lipid catabolism in contemporary Europeans. Nature communications 5 Article number: 3584. DOI: 10,1038.

Krause J, Lalueza-Fox C, Orlando L, Enard W, Green RE, Burbano HA, HublinJ-J, Hänni C, Fortea J, de la Resilla M, Bertranpetit J, Rosas A, Pääbo S. 2007.The derived FOXP2 variant of modern humans was shared with Neandertals. Curr Biol 17:1908-1912.

Krause J, Fu Q, Good JM, Viola B, Shunkov MV, Derevianko AP, Pääbo S. 2010. The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. Nature 464:894-897.

Krings M, Stone A, Schmitz RW, Krainitzki H, Stoneking M, Pääbo S.1997. Neandertals DNA sequences and the origins of modern humans. Cell 90:19-30.

Krings M, Capelli C, Tschentscher F, Geisert H, Meyer S, von Haeseler A, Grossschmidt K, Possnert G, Paunovic M, Pääbo S. 2000. A view of Neanderthal genetic diversity. Nat Genet 26:144-146.

Lalueza-Fox C, Römpler H, Caramelli D, Stäubert C, Catalano G, Hughes D, Rohland N, Pilli E, Longo L, Condemi S, de la Rasilla M, Fortea J, Rosas A, Stoneking M, Schöneberg T, Bertranpetit J, Hofreiter M. 2007. A melanocortin 1 receptor allele suggest variying pigmentation among Neanderthals. Science 318: 1453-1455.

Lalueza-Fox C, Gigli E, de la Rasilla M, Fortea J, Rosas A, Bertranpetit J, Krause J. 2008. Genetic characterization of the ABO Group in Neandertals. BMC Evol Biol 8: 342.

Lewin R. 2005. Human Evolution, an illustrated introduction. 5th ed. Oxford: Blackwell Publishing Ltd.

Mendez FL, Krahn T, Schrack B, Krahn AM, Veeramah KR, Woerner AE, Fomine FLM, Bradman N, Thomas MG, Karafet TM, Hammer MF. 2013. An African American paternal lineage adds an extremely ancient root to the human Y chromosome phylogenetic tree. Am J Hum Genet 92:454-459.

Meyer, M., Kircher, M., Gansauge, M. T., Li, H., Racimo F, Mallick, S., Schraiber J, Jay F, Prüfer K, de Filippo C, Sudmant PH, Alkan C, Fu Q, Do R, Rohland N, Tandon A, Siebauer M, Green R, Bryc K, Briggs AW, Stenzel U, Dabney I, Shendure J, Kitzman J, Hammer M, Shunkov MV, Derevianko AP, Patterson N, Andrés AM, Eichler EE, Slatkin M, Reich D, Kelso J, Pääbo, S. (2012). A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. Science, 338(6104), 222-226.

Meyer M, Fu Q, Aximu-Petri A, Glocke I, Nickel B, Arsuaga JL, Ignacio Martínez I, Gracia A, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E, Pääbo S. 2014. A mitochondrial genome sequence of a hominin from Sima de los Huesos Nature 505: 403–406.

Noonan JP, Coop G, Kudaravalli S, Smith D, Krause J, Alessi J, Chen F, Platt D, Pääbo S, Pritchard JK, Rubin EM. 2006. Sequencing and Analysis of Neanderthal Genomic DNA Science 314:1113-1118.

Pääbo S, Higuchi RG, Wilson AC.1989. Ancient DNA and the polymerase chain reaction. J Biol Chem 264: 9709-9712.

Poinar HN, Schwarz C, Qi J, Shapiro B, MacPhee RDE, Buigues B, Tikhonov A, Huson DH, Tomsho LP, Auch A, Rampp M, Miller W, Schuster SC. 2006. Metagenomics to Paleogenomics: Large-Scale Sequencing of Mammoth DNA. Science 311:392-394.

Prüfer K, Racimo F, Patterson N, Jay F, Sankararaman S, Sawyer S, Heinze A, Renaud G, Sudmant PH, de Filippo C, Li H, Mallick S, Dannemann M, Fu Q, Kircher M, Kuhlwilm M, Lachmann M, Meyer M, Ongyerth M, Siebauer M, Theunert C, Tandon A, Moorjani P, Pickrell J, Mullikin JC, Vohr SH, Green RE, Hellmann I, Johson PLF, Blanche H, Cann H, Kitzman JO, Shendure J, Eichler EE, Lein ES, Bakken TE, Golovanova LV, Viola B, Slatkin M, Reich D, Kelso J, Pääbo S. 2014. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. Nature 505:43-49.

Raff JA, Bolnick DA, Tackney J, O'Rourke DH. 2011. Ancient DNA perspectives on American colonization and population history. Am J Phys Anthropol 146:503-514.

Rasmussen M, Li Y, Lindgreen S, Pedersen JS, Albrechtsen A, Moltke I, Metspalu M, Metspalu E, Kivisild T, Gupta R, Bertalan M, Nielsen K, Gilbert MTP, Wang Y, Raghavan M, Campos PF, Munkholm Kamp H, Wilson AS, Gledhill A, Tridico S, Bunce M, Lorenzen ED, Binladen J, Guo X, Zhao J, Zhang X, Zhang H, Li Z, Chen M, Orlando L, Kristiansen K, Bak M, Tommerup N, Bendixen C, Pierre TL, Gronnow B, Meldgaard M, Andreasen C, Fedorova SA, Osipova LP, Higham TFP, Bronk Ramsey C, Hansen TVO, Nielsen FC, Crawford MH, Brunak S, Sicheritz-Pontén T, Villems R, Nielsen R, Krogh A, Wang J, Willerslev E. 2010. Ancient human genome sequence of an extinct Palaeo-Eskimo. Nature 463:757-762.

Reich D, Green RE, Kircher M, Krause J, Patterson N, Durand EY, Viola B, Briggs AW, Stenzel U, Johnson PLF, Maricic T, Good JM, Marques-Bonet T, Alkan C, Fu Q, Mallick S, Li H, Meyer M, Eichler EE, Stoneking M, Richards M, Talamo S, Shunkov MV, Derevianko AP, Hublin J-J, Kelso J, Slatkin M, Pääbo S. 2010. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. Nature 468:1053-1060.

Relethford J, Harding RM. 2001. Population genetics of modern human evolution. En: Encyclopedia of Life Sciences. New Jersey: John Wiley &Sons Ltd.

Stringer CB y Andrews P. 1988. Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans. Science, 239:1263-1268

Thomson, R., Pritchard, J.K., Shen, P., Oefner, P.J., and Feldman,M.W. (2000). Recent common ancestry of human Y chromosomes: Evidence from DNA sequence data. Proc.Natl. Acad. Sci. USA 97, 7360–7365.

Veeramah KR, Hammer MF. 2014. The impact of whole-genome sequencing on the reconstruction of human population history. Nat Rev Genet 15:149-162.

Vernot B, Akey J. 2014. Resurrecting Neandertal lineages from modern human genomes. Science 343:1017-1021.

Wolpff, MH, Wu, XZ y Thorne,A. (1984) En The origin of modern humans: a world survey of the fossil evidence. Editores Smith, FH, &Spence FJ. 411-4,83 John Wiley & Sons.

Wolpoff MH, Hawks J, Caspari R. 2000. Multiregional, not multiple origin. Am J Phys Anthropol 112:129-136.

Yotoba V, Lefebvre J-F, Moreau C, Gbeha E, Hovhannesyan K, Bourgeois S, Bédarida S, Azevedo L, Amorim A, Sarkisian T, Avogbe P, Chabi N, Hama Dicko M, Kou'Santa Amouzou ES, Sanni A, Roberts-Thomson J, Boettcher B, Scott RJ, Labuda D. 2011. An X-linked haplotype of Neandertal origin is present among all non-African populations. Mol Biol Evol 28:1957-1962.

Zhivotovsky LA, Rosenberg NA, Feldman MW. 2003. Features of Evolution and Expansion of Modern Humans, Inferred from Genomewide Microsatellite Markers. Am J Hum Genet 72:1171-1186

CAPÍTULO 18. TRANSICIÓN DEMOGRÁFICA, EPIDEMIOLOGÍA Y MODELOS DE EFICACIA BIOLÓGICA (*FITNESS*) EN AMÉRICA LATINA.

FRANCISCO LUNA GÓMEZ[1] Y ANTONIO GONZÁLEZ-MARTÍN[1]

[1] Universidad Complutense de Madrid. pacoluna@bio.ucm.es
[1] Universidad Complutense de Madrid. antonio@ucm.es

1. INTRODUCCIÓN: EL MEDIO AMBIENTE HUMANO Y LA BIODEMOGRAFÍA.

Uno de los objetivos de la Antropología Biológica o Física (código de la UNESCO 2404) consiste en estudiar los procesos evolutivos que operan sobre la estructura genética de las poblaciones humanas a lo largo de las generaciones. Aunque los mecanismos son esencialmente los mismos en todas las especies, en *Homo sapiens* muestran una importante característica derivada de la genuina diferencia que define el *medio ambiente humano*. Además de los factores universales que regulan la evolución en todas las especies – como las condiciones ecológicas del nicho en que se desarrollan los organismos–, nuestro medio ambiente está también definido por la peculiaridad cultural de cada población. Y ante la gran diversidad social de los grupos humanos que pueblan la Tierra, la cultura representa, no sólo un factor novedoso de evolución en el tiempo – ausente hasta la aparición del género *Homo* hace unos 2.5 ma. –y de diferenciación en el espacio, sino que supone, además, un determinante de extraordinaria trascendencia en la evolución humana, ya que suele disminuir y, en ocasiones incluso anular, el efecto de los factores naturales.

El análisis de los mecanismos evolutivos sería, a priori, muy difícil – cuando no imposible – de realizar en nuestra especie, debido a la singularidad de los cruzamientos humanos. En primer lugar, a diferencia de otros organismos especialmente idóneos para el estudio de Genética de Poblaciones –

como por ejemplo la mosca del vinagre, *Drosophyla melanogaster* –, en la especie humana, el largo intervalo generacional con diferencias significativas entre poblaciones y periodos, fijado globalmente en 28 años (Bertranpetit, 1981) imposibilitaría la observación de la variabilidad biológica acumulada a lo largo de las sucesivas generaciones. Además, el número de descendientes en los que analizar esa variabilidad es muy reducido, ya que la mujer contribuye a la generación siguiente con un escaso número de hijos (tamaño familiar reducido) y con pocos embarazos que, por lo general, son casi siempre simples, con una frecuencia de un parto doble por cada cien (Bulmer, 1970). Por último, en nuestra especie, la imposibilidad de experimentación suele ser la norma en investigación, no siendo necesariamente extrapolables las observaciones obtenidas en otras especies.

Estas dificultades suponen un serio inconveniente a la hora de elegir a los grupos humanos como objeto de estudios sobre biodinámica evolutiva. Sin embargo y a diferencia también de lo que ocurre en el resto de las especies, el análisis de los procesos evolutivos en los humanos cuenta con una herramienta que proporciona la **demografía,** a través de su modelo de análisis y sus fuentes de información, que mitiga, o resuelve en parte, esas dificultades. Gracias a la Demografía, es posible profundizar en el conocimiento de los procesos biodinámicos de los grupos humanos, ya que nos permite conocer la historia demográfica de cada individuo y responder a preguntas de interés evolutivo como dónde nació, dónde se reprodujo, a qué edades inició y cesó su actividad reproductiva, cuantos descendientes tuvo, cuántos alcanzaron la edad fértil, etc. El éxito de esta ciencia aumenta con el hecho de que, no sólo es útil para estudios de comunidades actuales, sino incluso de sociedades pretéritas, en la medida que la Demografía Histórica documente de los modelo de reproducción, mortalidad y migración, de los grupos humanos del pasado.

Las Naciones Unidas definen la Demografía como la "*Ciencia que tiene la finalidad de estudiar y describir la población humana en cuanto a su dimensión, estructura, evolución y otros caracteres generales, considerados principalmente desde el punto de vista cuantitativo*". Se trata de una definición muy amplia e imprecisa, ya que son muchos y variados los aspectos humanos que pueden ser estudiados desde una perspectiva estadística. En general, lo que suele ocurrir es que cada disciplina humana utiliza la Fuente y el análisis demográfico para el estudio que le es propio, como la Economía, Medicina, Sociología, Política educativa, etc. Se denomina **biodemografía,** en ocasiones también Demografía Genética, a la aplicación de las fuentes y análisis demográficos en el estudio de los procesos evolutivos de las poblaciones humanas.

Cada fenómeno, cada característica demográfica, adquiere una significación diferente en biodemografía. La *natalidad,* por ejemplo, que es el fenómeno por el que nuevos individuos entran a formar parte de una población a través del suceso del nacimiento, representa en Antropología el resultado de la transmisión genética de una comunidad a la generación siguiente. Por eso, las tasas reproductivas que proporciona la Demografía pueden informar del grado con que se transmiten los genes. Análogamente, la *mortalidad*, el suceso demográfico por el que los individuos abandonan una población a través del fallecimiento, interesa también porque, a partir de las *tablas de mortalidad* –estadística por grupos de edad del número de defunciones, riesgo y tasa de mortalidad y de supervivencia, esperanza de vida, entropía, etc. –, es posible valorar la probabilidad que tienen los descendientes de alcanzar la edad fértil, permitiendo completar el ciclo biológico por el que tiene lugar la transmisión genética en las sucesivas generaciones.

Existe una estrecha relación entre los eventos demográficos y la mayoría de los procesos evolutivos que operan en nuestra especie, de modo que la información que proporciona la Demografía resulta muy útil para su comprensión. Así, por ejemplo, el modelo diferencial con que actúa la selección natural en las poblaciones humanas puede ser analizado a través de los patrones de natalidad y mortalidad. Basándose en estas consideraciones, Crow (1958) propuso una metodología que, aplicada en grupos humanos con distinta idiosincrasia, obtiene la oportunidad diferencial de la selección natural y el grado de adaptabilidad biológica conseguido (*fitness*). Los resultados sugieren, además, modelos poblacionales de evolución por selección natural íntimamente relacionados con el proceso universal de la *transición demográfica*.

Por otro lado, la evolución demográfica, y en concreto de la mortalidad, también está influida por la **evolución epidemiológica,** ya que el descenso de la tasa de muerte se explica por la caída de las enfermedades infecciosas del pasado, que han dado paso a trastornos degenerativos de menor incidencia. Este proceso de cambio temporal de las causas de fallecimiento, conocido como *transición epidemiológica*, tiene una relación compleja con la transición demográfica. Todos estos conceptos son abordados en las siguientes líneas, prestando especial atención a comunidades latinoamericanas en diferente estado de desarrollo cultural.

2. La Transición Demográfica: repercusión de la reducción de la natalidad y mortalidad en las poblaciones humanas.

El modelo diferencial de la natalidad y mortalidad puede estudiarse mediante la obtención de sus tasas – que cuantifican la medida con que los individuos entran y salen en el colectivo por nacimiento y defunción, respectivamente – y el análisis de los factores que explican su variabilidad en las poblaciones humanas. Las sociedades *no modernas* de los países en desarrollo, como ciertos grupos aislados de indígenas de Latinoamérica y tribus de África sub-sahariana, entre otros, son los mejores representantes humanos del modelo de población natural característico del resto de las especies. A pesar del efecto de su singularidad cultural, la natalidad y mortalidad a menudo están definidas por los determinantes naturales de su entorno. Suelen ser grupos que alcanzaron por selección natural un grado alto de adaptabilidad biológica, con una alta descendencia de las parejas y una mortalidad que afecta especialmente a los sectores más sensibles, como grupos infantiles y seniles, frecuentemente causada por enfermedades infectocontagiosas. En ausencia de factores culturales reguladores de la reproducción (*control de natalidad*) y la mortalidad (desarrollo tecnológico), sus tasas suelen ser elevadas y parecidas, haciendo que el tamaño demográfico se mantenga estable en el tiempo (o con un incremento muy ligero), al compensarse la elevada entrada de individuos por nacimiento con la salida por defunción. Estas comunidades presentan una estructura demográfica con una *pirámide de edad* cuya base es muy ancha, debido a la elevada natalidad, pero que se estrecha en los siguientes grupos de edad, ante la intensa mortalidad infantil y juvenil.

Por el contrario, en las sociedades *modernas* de los países desarrollados, ambas tasas se han reducido sensiblemente. La reproducción, por la aparición de factores reguladores de la fertilidad como el *control de natalidad* que, por decisión de las parejas, limita el tamaño familiar. Y la mortalidad, por el fuerte descenso de las defunciones infantiles y juveniles, provocando que una alta proporción de individuos alcancen la senectud y, con ello, que la población envejezca. Esta reducción se inicia con el desarrollo tecnológico de producción y almacenamiento de alimentos, que hace desaparecer las hambrunas y, posteriormente, con desarrollo de la medicina, que reduce la incidencia de las defunciones por enfermedades infectocontagiosas. Con ello, aparecen nuevas causas de muerte, como procesos degenerativos y trastornos cardiorrespiratorias que, por su manifestación tardía, se hallaban “enmascaradas” por las enfermedades del pasado (transición epidemiológica). La caída de

la mortalidad es mayor en los grupos de edad donde es más elevada (especialmente en la infancia), como se evidencia al comparar la distribución de la *tasa específica de mortalidad por edad* (*qx*) en poblaciones con distinto grado de desarrollo sanitario. Mientras que en las sociedades *no modernas* la distribución es en forma de *U,* con un alto riesgo de muerte en la infancia y senectud, en las poblaciones *modernas* es en forma de *J*, ante el gran declive de la mortalidad infantil y juvenil, en ocasiones residual. En estas poblaciones, la menor entrada de individuos por baja natalidad está también compensada por la reducida mortalidad, originando de nuevo el mismo crecimiento demográfico lento observado en las sociedades *no modernas*. A diferencia, la estructura demográfica experimenta un vuelco, con una *pirámide de edad* caracterizada por la forma en urna: la base se estrecha con el descenso de la natalidad, mientras que la menor mortalidad determina un ensanchamiento en su zona media, ante el mayor número de personas que alcanzan edades superiores.

Se denomina **transición demográfica** – en ocasiones, teoría de la transición demográfica – al proceso por el que las poblaciones con modelo de sociedad *no moderna,* régimen económico preindustrial y altas tasas de mortalidad y natalidad, transitan hacia el patrón de las comunidades *modernas*, cuyo régimen postindustrial está acompañado por una notable reducción de esas tasas, mediante un cambio demográfico que conlleva un fuerte incremento de la población. Dado que la gran mayoría de las comunidades desarrolladas han superado ya ese proceso, resultan buenas referencias para describir la forma con que tiene lugar esta trasformación.

El crecimiento que experimentan las poblaciones durante la transición se debe a un descenso desacoplado de la mortalidad y la natalidad. Esta diacronía demográfica, consistente en una reducción de la natalidad posterior al descenso de la mortalidad, se explica porque la mejora socio-sanitaria, fruto del desarrollo tecnológico y de la medicina, es anterior al cambio del modelo reproductor. Mientras que el desarrollo social tiene consecuencias sobre el conjunto de los individuos, con independencia de su idiosincrasia, la reducción de la natalidad requiere un cambio voluntario de la conducta reproductiva, a menudo muy arraigada en la sociedad. Al descender la mortalidad en un momento en que la natalidad se mantiene elevada, la población crece ostensiblemente. Una vez que la baja mortalidad se ha estabilizado, se produce el descenso de la fecundidad hasta alcanzar las reducidas tasas de defunción, produciendo una ralentización del crecimiento que culmina en una situación en que el tamaño de la población, de nuevo, apenas aumenta.

Este descenso desacoplado de la mortalidad y natalidad en el tiempo permite diferenciar etapas distintas, conocidas como las *fases de la transición demográfica* (Figura 1):

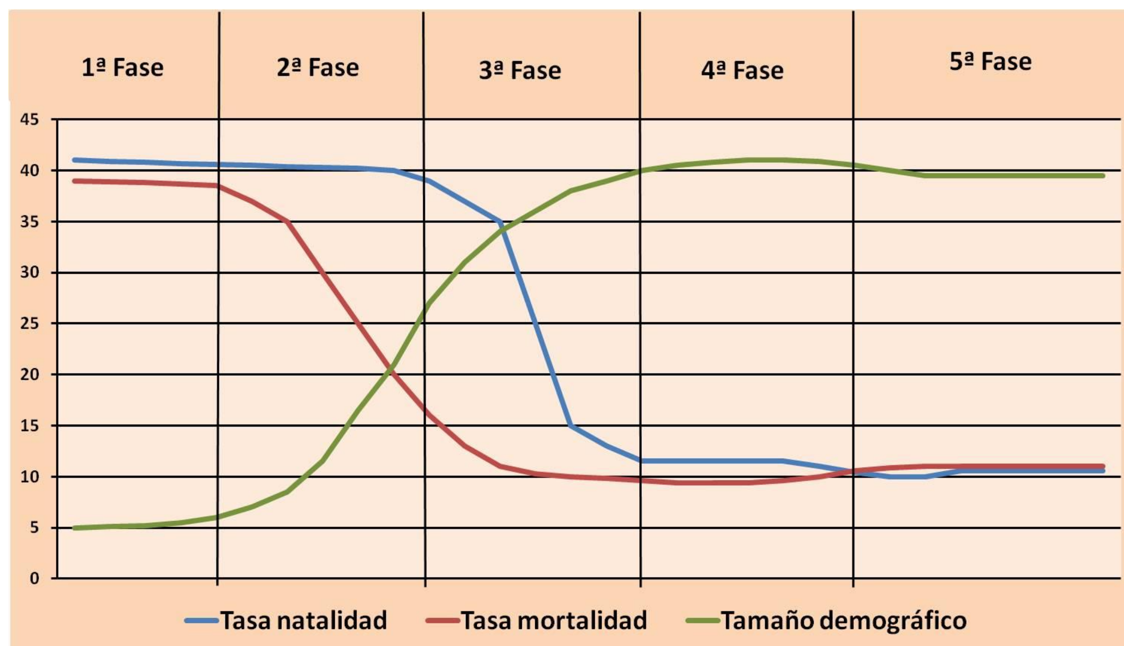


Figura 1. La transición demográfica y sus fases.

1ª Fase: modelo demográfico antiguo. Corresponde a sociedades *no modernas* y poblaciones del pasado, en general, típicamente preindustriales, antes de que aparezcan los factores culturales que reducen la mortalidad y la natalidad. Ambas tasas se mantienen muy altas y en niveles parecidos, determinando un crecimiento natural (en ausencia de migración) muy lento. Es la etapa que ha caracterizado a la historia de la humanidad desde sus orígenes hasta el siglo XVI, un largo periodo en que, aunque nacían muchos niños, la mortalidad era también muy elevada por la inseguridad vital, la deficiente alimentación, higiene, sanidad, etc. La estructura demográfica se caracteriza por una *pirámide* con una base muy ancha y un rápido estrechamiento hacia la cúspide (Figura 2a).

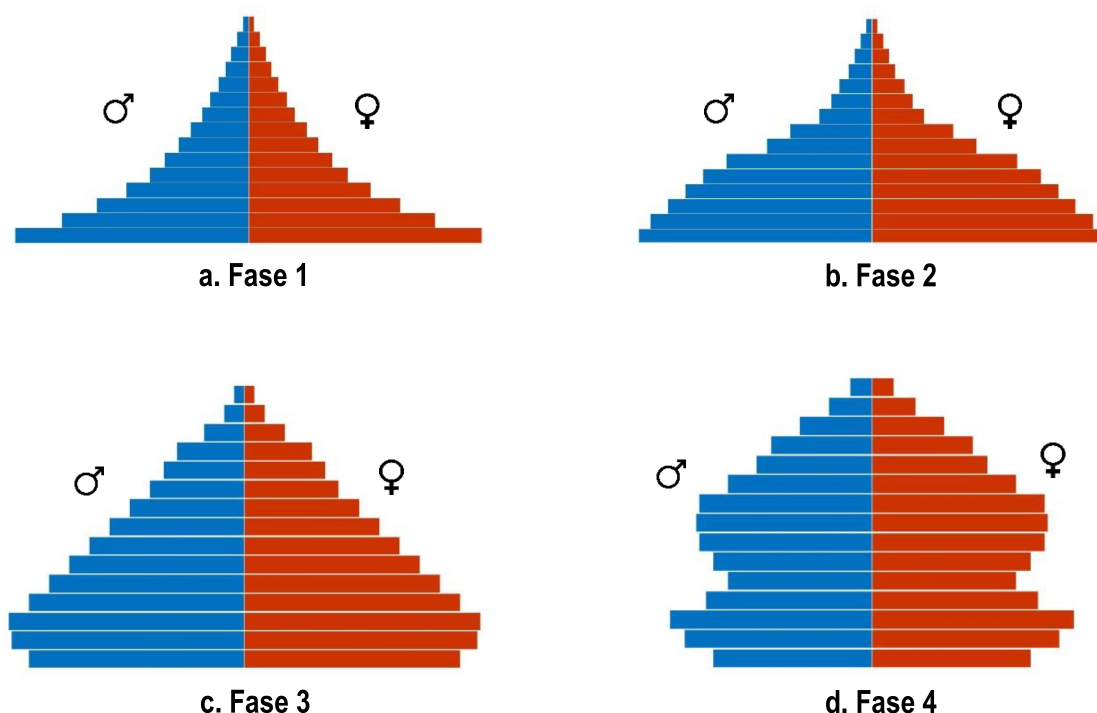


Figura 2. Pirámides de edad en las fases de la transición demográfica.

2ª Fase: modelo demográfico de crecimiento acelerado. Corresponde al inicio de la transición y es propio de países en vías de desarrollo. Tiene lugar cuando la mortalidad comienza su declive de forma repentina ante las mejoras agrícolas, que potencian la producción de alimentos y mitigan las hambrunas, y los avances de la medicina y condiciones sanitarias, que reducen el riesgo de muerte y prolongan la esperanza de vida. A diferencia, la natalidad se mantiene elevada ante el sostenimiento de los modelos ancestrales de fertilidad basados en un tamaño familiar muy alto. El ritmo de crecimiento se va acelerando progresivamente hasta conseguir un notable tamaño demográfico, conforme aumenta la diferencia entre la mortalidad – cada vez más reducida – y la

natalidad, anclada en las altas tasas del pasado. La pirámide sigue mostrando una base ancha, pero los colectivos de edad posteriores aumentan progresivamente ante la reducción de la mortalidad (Figura 2b).

3ª Fase: modelo demográfico de crecimiento ralentizado. Es la etapa en que, conseguida una tasa de mortalidad mínima, comienza a caer la fecundidad conforme se va implantando el control de natalidad, mediante estrategias relacionadas con el acceso a la contracepción, la incorporación de la mujer a la educación y mercado laboral, el acceso al estado del bienestar o el proceso de urbanización, entre otros cambios sociales. El crecimiento demográfico, aunque se mantiene relativamente elevado, se va ralentizando desde un momento máximo – al iniciarse la reducción de la natalidad – hasta otro mínimo – cuando ésta se acerca a los bajos niveles de la mortalidad. – La base de la pirámide se va estrechando progresivamente respecto a los grupos infantiles superiores, en tanto que el reducido el riego de muerte provoca un ensanchamiento en las clases de edad media, iniciándose la forma en urna de la pirámide (Figura 2c).

4ª Fase: modelo demográfico moderno. Es la situación alcanzada por las poblaciones postindustriales de los países desarrollados cuando la transición ha concluido. A diferencia de las sociedades *no modernas*, las tasas de natalidad han caído hasta igualarse a los mínimos de la mortalidad, originando que el crecimiento natural de la población vuelva a ser prácticamente nulo. La estructura demográfica muestra ahora una pirámide definida por la forma completa en urna (Figura 2d).

5ª Fase: modelo demográfico de crecimiento 0. Aunque el patrón clásico de transición demográfica está compuesto de estas cuatro fases, algunas poblaciones tecnológicamente más desarrolladas, como Alemania o Italia en Europa Occidental, han mostrado recientemente una quinta fase a menudo caracterizada por un crecimiento negativo. Este estadio surge cuando la tasa de natalidad sigue descendiendo por debajo de los niveles de la cuarta fase y la mortalidad aumenta por el envejecimiento demográfico alcanzado. La eficacia reproductiva suele descender muy por debajo del límite del reemplazo de generación, como ocurrió en España en las postrimerías del siglo XX, cuyo índice de fecundidad (F=1.2 hijos por mujer) descendió al mínimo mundial. Actualmente, el crecimiento negativo se ha visto compensado con la llegada de inmigrantes quienes traen una elevada fecundidad

de sus países de origen, provocando que el ritmo de crecimiento se estanque en una nueva situación demográfica conocida como *crecimiento cero*.

La población actual de la humanidad es tan diversa social, cultural y tecnológicamente que se podrían encontrar sociedades representativas para las cuatro (o cinco) fases de la transición demográfica. A nivel de país, hoy en día ya no existen poblaciones con el modelo demográfico antiguo (1ª fase), aunque es muy probable que ciertas comunidades de países en desarrollo, como poblaciones de África subsahariana e indígenas de Latinoamérica, pudieran encontrarse aún en las postrimerías de ese estadio. En su conjunto, la humanidad, tras un largo recorrido en la primera fase durante casi toda nuestra historia evolutiva, inició la segunda con un crecimiento exponencial en el siglo XVI que desembocó en una explosión demográfica en el XX que, en la actualidad, estaría transitando a la tercera (Box1).

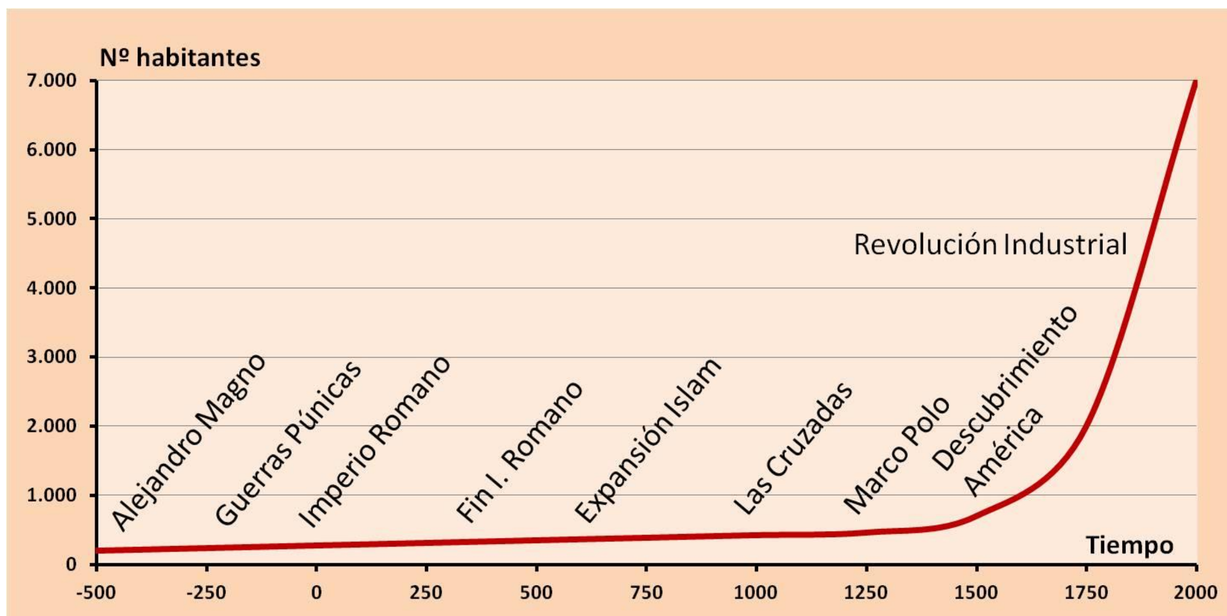


Figura 3. Crecimiento demográfico de la población mundial desde 500 AP hasta la actualidad (Box 1).

BOX 1. La Transición Demográfica en la Humanidad. *En su conjunto, el crecimiento demográfico de la humanidad puede ser estimado desde la antigüedad mediante la Paleo-Demografía, ciencia que evalúa el tamaño y la estructura demográfica de grupos humanos del pasado a partir del número de yacimientos y de la composición, por edad y sexo, de los restos óseos o fósiles descubiertos en ellos. Así, se ha estimado que, hace un millón de años, en el paleolítico inferior, antes de que apareciera nuestra propia especie (Homo sapiens) y cuando nuestros antecesores Homo erectus poblaban vastas regiones de África, Asia y, en menor medida, de Europa, la humanidad estaría compuesta de unos 125.000 individuos (Tabla I). Desde entonces, la población ha ido creciendo a un ritmo muy lento, según el régimen demográfico antiguo de la primera fase de la transición, hasta que en el siglo XVI, con los cambios socioeconómicos del Descubrimiento de América, se inició la transición hacia la segunda etapa. Durante esa primera fase, que abarca casi toda la historia de la humanidad, sólo cabe mencionar la singular revolución cultural del Neolítico, hace unos 10.000 años, en la que la población se aproximó a los 100 millones (m.) de habitantes. Tras un crecimiento inferior al 50% en un periodo de 275.000 años, al pasar del Paleolítico superior al Mesolítico, la población experimentó en el Neolítico una explosión demográfica, con una tasa de crecimiento superior al 1.600% en apenas 2.000 años. A continuación, el ritmo volvió a ralentizarse hasta la época del Descubrimiento (Figura 3).*

A partir de esa nueva situación social, se inicia un estadio de transición hacia la 2ª fase, alcanzándose los primeros mil millones de habitantes a principios del siglo XIX. Desde entonces, la humanidad crece en esta etapa con ritmos progresivamente mayores durante todo el siglo XX. Así, si los primeros 1.000 m. de habitante se consiguen en casi toda nuestra historia evolutiva, los 2.000 m. se alcanzan en poco más de 100 años, los 3.000 m. en apenas 35 y en sólo 20 los 4.000 m. El crecimiento máximo tuvo lugar en 1987, cuando en 7 años se consiguen los 5.000 m. Desde entonces, el ritmo de crecimiento, aun siendo elevado, se está ralentizando, haciendo presagiar que la humanidad estaría accediendo a la 3ª fase de la transición.

Tabla 1. Crecimiento demográfico de la humanidad (Box 1).

	Habitantes ($x10^6$)
1 millón de años (Paleolítico Inferior) …………………	0,125
300.000 años (Paleolítico Medio) ………………………	1
25.000 años (Paleolítico Superior)……………………..	3,34
12.000 años (Mesolítico) ……………………………….	5
8-10.000 años (Neolítico) ………………………………	86,5
2.000 años (Imperio Romano) ………………………….	133
Siglo XVI (Descubrimiento de América) ………………	500
Siglo XIX (1810)………………………………………..	1.000
Siglo XX (1925) …………………………………………	2.000
Silgo XX (1960) …………………………………………	3.000
Siglo XX (1980) …………………………………………	4.000
Silgo XX (1987) …………………………………………	5.000
Siglo XX (1999) …………………………………………	6.000
Siglo XXI (2012)………………………………………....	7.000

Aunque la transición demográfica es un proceso universal que, en ausencia de esa quinta fase, opera – o está operando – en la mayoría de las poblaciones humanas, se pueden diferenciar dos modelos, en función del periodo, más o menos largo, durante el cual la comunidad transita de la primera a la cuarta etapa, y del ritmo diferencial de reducción de las tasas de natalidad y mortalidad.

a. Modelo de países desarrollados (Figura 4). Este prototipo de transición está bien documentado por tratarse del proceso que experimentaron en el pasado las poblaciones industrializadas. Se caracteriza por ser una trasformación lenta y duradera, entre dos y tres siglos, en

el que las tasas demográficas descienden pausadas y parejas, con muy poca diferencia entre ellas, determinando un ritmo de crecimiento suave y prolongado en el tiempo. Su estudio pretendía describir la estrecha relación existente entre los cambios sociales producidos a partir del siglo XVIII y la evolución demográfica ocasionada. Esa relación causa-efecto se explica a través de la repercusión que los cambios económicos derivados de la revolución industrial de los siglos XVIII y XIX – iniciada en Inglaterra y continuada en otros países de Europa Occidental, Nueva Zelanda y Australia– tuvieron sobre los modelos de natalidad y mortalidad de esas poblaciones.

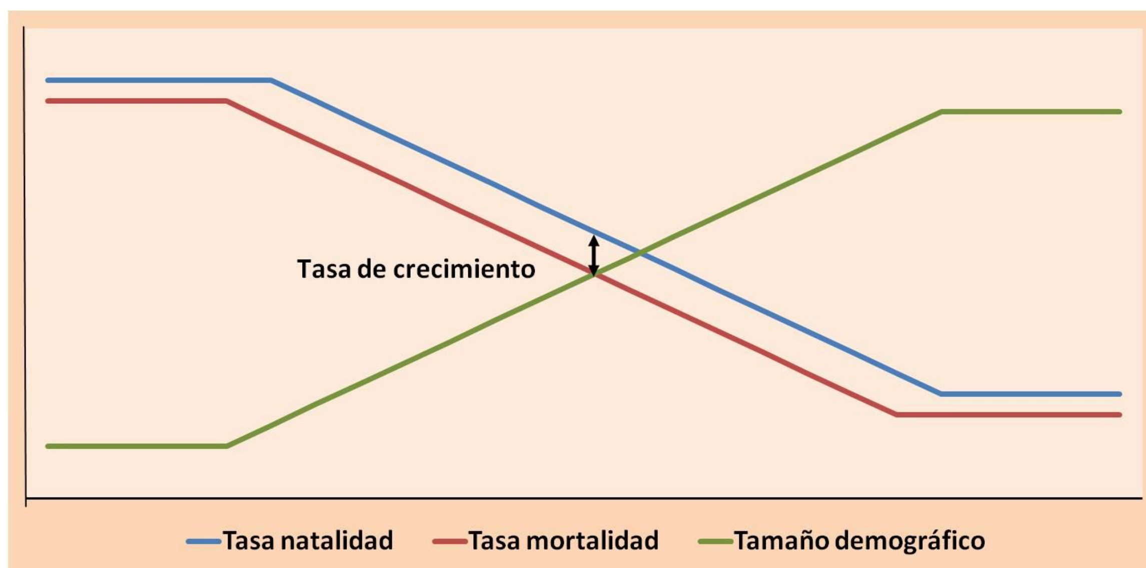


Figura 4. Modelo de transición demográfica en países desarrollados.

b. Modelo de países en desarrollo (Figura 5). En las poblaciones de países en desarrollo, la transición demográfica está aconteciendo mediante un proceso mucho más corto y brusco. La mortalidad cae muy rápidamente y en muy poco tiempo – debido a la mejora sanitaria “importada” de los países desarrollados y al suministro de alimentos por organizaciones internacionales –, en tanto que la natalidad desciende mucho más lentamente, ante la persistencia de las conductas reproductivas ancestrales de las parejas. En consecuencia, se produce una gran entrada de individuos por nacimiento pero una reducida salida por defunción, determinando un ritmo de crecimiento muy acelerado con un fuerte aumento de la población en muy poco tiempo (explosión demográfica).

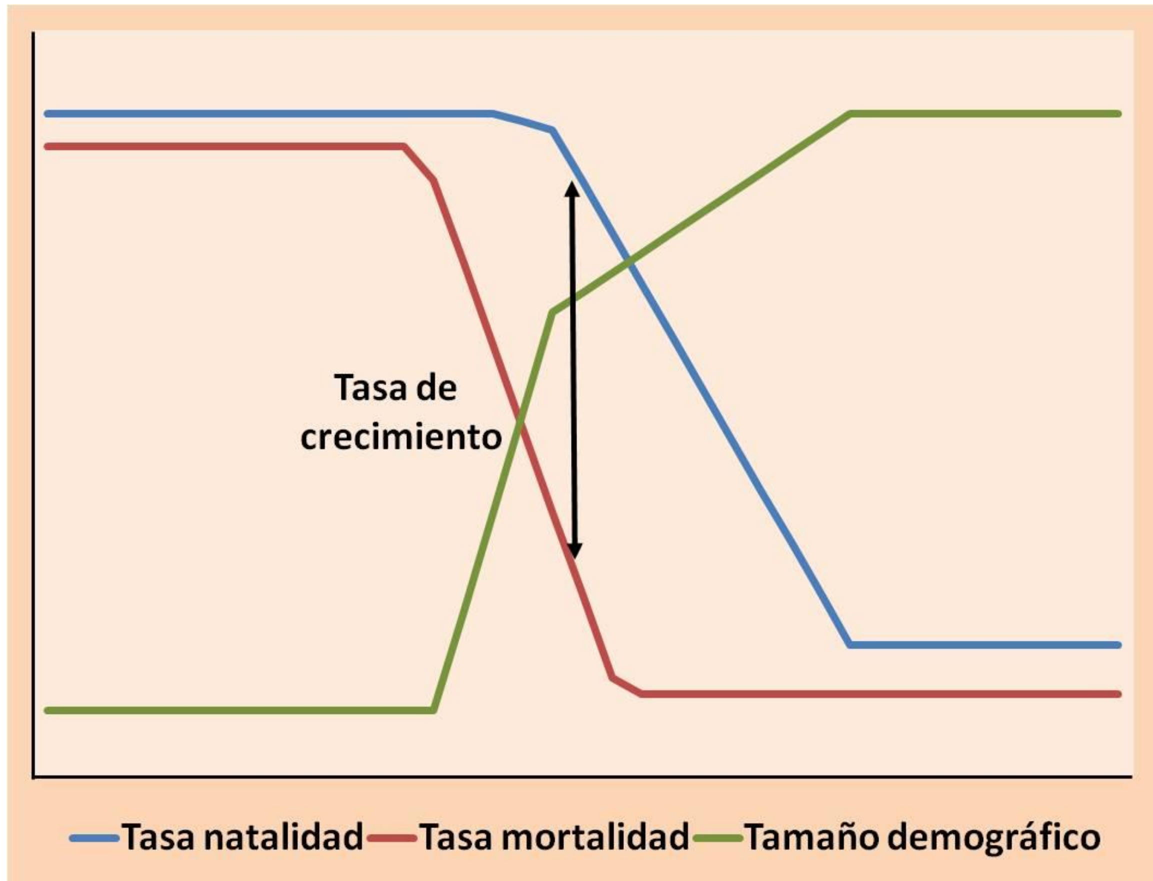


Figura 5. Modelo de transición demográfica en países en desarrollo.

3. EFICACIA BIOLÓGICA Y TRANSICIÓN DEMOGRÁFICA: EJEMPLOS DE POBLACIONES INDÍGENAS, RURALES Y DESARROLLADAS DE LATINOAMÉRICA.

La eficacia biológica (o adaptabilidad biológica), alcanzada por una población a través de la selección natural, se expresa por el nivel de trasmisión genética de los individuos (genotipos) de una generación a la siguiente. En poblaciones humanas esta medida puede obtenerse a través de la demografía mediante el análisis de los modelos de natalidad y mortalidad, a partir de sus respectivas tasas.

Los cambios de modelos de natalidad y mortalidad no sólo explican el proceso de la transición demográfica sino que, además, constituyen el mecanismo diferencial de actuación de la selección natural, estando ambos conceptos estrechamente relacionados. Este mecanismo de micro-evolución determina que, a lo largo de las generaciones, una población vaya cambiando su estructura genética, potenciando la frecuencia de los organismos más aptos, debido a la mayor adaptabilidad de sus fenotipos, genotipos y genes en el ambiente en el que se desarrollan, en detrimentos de los menos adaptados. El mecanismo es el siguiente: los individuos más aptos son aquellos que, por su idoneidad biológica en el nicho ecológico en que se desarrollan, se reproducen más, se mueren menos, alcanzan con mayor probabilidad la edad fértil y trasmiten más sus genes. Dado que este proceso de trasmisión genética también está sujeto al desarrollo social (progreso de la medicina, control de natalidad, etc.), la cultura representa un importante factor regulador de la selección natural en poblaciones de nuestra especie y, por tanto, de la adaptabilidad biológica conseguida (*fitness*).

En una hipotética situación de una comunidad caracterizada por tasas de natalidad bajas pero de mortalidad infantil y juvenil elevadas, su eficacia biológica sería muy pequeña ya que, al nacer pocos individuos y morir muchos de ellos antes de alcanzar la edad de reproducción, la trasmisión genética estaría muy limitada. En las sociedades no modernas, con el modelo antiguo de la 1ª fase de la transición, y en las poblaciones desarrolladas, con el modelo moderno de la 4ª, la eficacia biológica sería claramente mayor. En el primer caso, porque se facilitaría la trasmisión genética a través de la elevada natalidad y, en el segundo, debido a la fuerte reducción de la mortalidad pre-reproductiva. Finalmente, en los grupos rurales de países desarrollados que se encuentran en la 2ª fase o iniciando la 3ª, la adaptabilidad biológica será todavía más elevada, ya que mantienen la alta natalidad ancestral y, a la vez, han conseguido reducir ampliamente la mortalidad infantil y juvenil con la mejora sanitaria del país al que pertenecen.

Cuando se estudia la oportunidad de la selección natural en poblaciones con distintos patrones de natalidad y mortalidad mediante la metodología propuesta por Crow (Box 2), el análisis comparativo de los resultados permite inferir **tres modelos de evolución** (Luna y Moral, 1990) estrechamente relacionados con la transición demográfica y la fase en la que se encuentran (Figura 6).

.

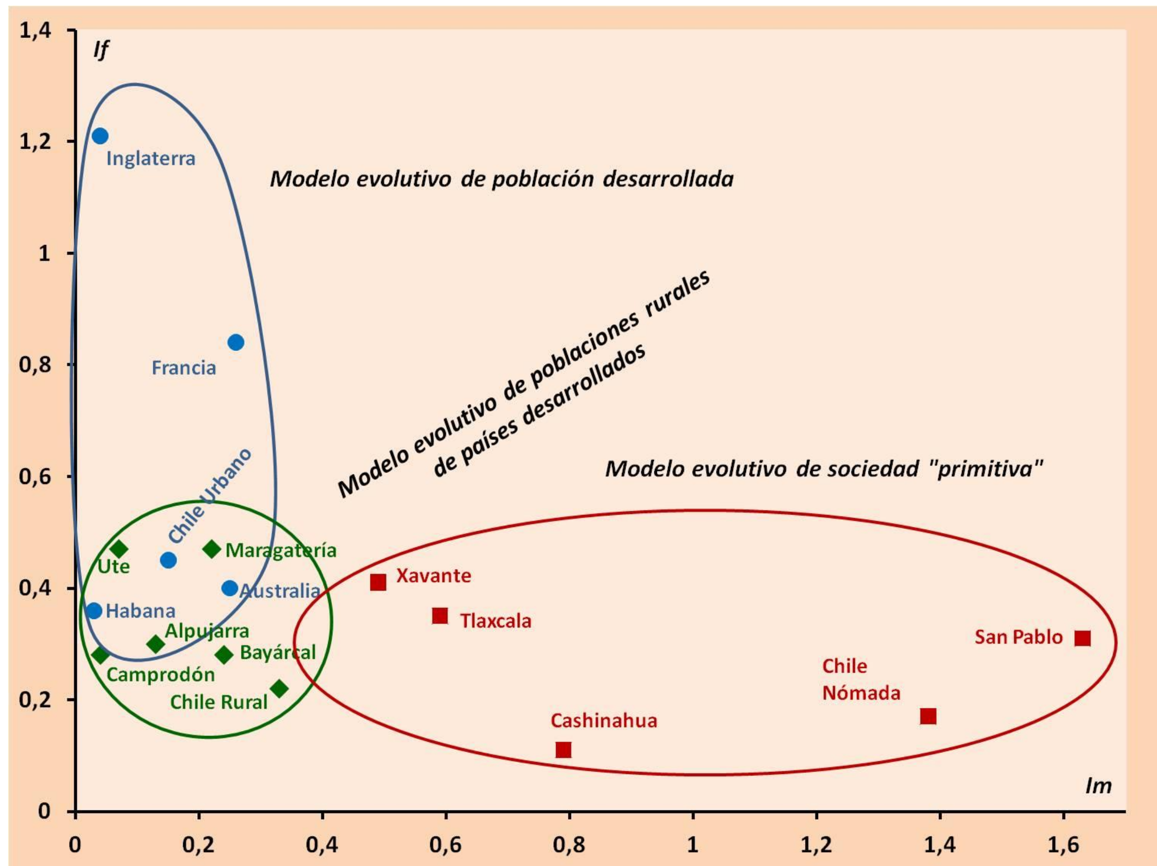


Figura 6. Modelos poblacionales de actuación de la selección natural de acuerdo con la metodología de Crow

BOX 2. El Índice de Oportunidad de la Selección Natural de Crow. *Basándose en el mecanismo de actuación de la selección natural a través de la reproducción y supervivencia hasta la edad fértil, Crow (Crow 1958) desarrolló un método que permite evaluar la opción de la selección en las poblaciones humanas, a partir de parámetros demográficos de natalidad y mortalidad: El Índice de oportunidad de la selección natural.*

Dado que a medida que aumenta la adaptabilidad biológica disminuye la posibilidad de acción de la selección, el índice informa también de la eficacia biológica alcanzada, de acuerdo la expresión:

$$S + W = 1$$

donde S es el coeficiente de selección y W, la adaptabilidad biológica. La opción de la selección será máxima cuando la adaptabilidad de los individuos sea nula, porque no alcanzan la edad reproductiva y/o porque, si lo hacen, no tienen descendencia. Y análogamente, la eficacia biológica será máxima cuando la selección no tenga oportunidad de actuar porque la eficacia reproductora es máxima y mínima la mortalidad pre-reproductiva.

El índice de oportunidad de la selección natural (I) se obtiene a partir de dos parámetros parciales relativos a la supervivencia y reproducción:

a. El índice de selección potencial debido a la mortalidad diferencial (Im) se calcula a partir de la probabilidad de muerte (Pd) y de supervivencia (Ps) de los nacidos hasta la edad reproductora, mediante la expresión:

$$Im = Pd / Ps$$

b. El índice de selección potencial debido a la fertilidad diferencial (If) se obtiene del cociente entre el promedio de nacidos vivos (X) y su varianza (Vf):

$$If = Vf / X^2$$

Finalmente, el Índice I de Crow evalúa la oportunidad total de la selección natural a partir de ambos parámetros, de acuerdo con la fórmula:

$$I = Im + (1 / Ps)\ If$$

1. *Modelo evolutivo de sociedad " no moderna".* Es el propio de ciertos grupos aislados de países en desarrollo, comunidades rurales e indígenas de Latinoamérica o grupos de África sub-sahariana, que aún no han iniciado la transición demográfica y se encuentran en la 1ª fase. En estas poblaciones, la trasmisión genética se logra a través de la elevada natalidad ancestral, en tanto que la selección natural actúa por medio de la alta mortalidad infantil y juvenil. La tabla II muestra el índice de Crow y sus dos componentes parciales obtenidos en diferentes grupos étnicos de Latinoamérica como, entre otros, los *cashinahuas* de la Amazonía peruana (también distribuidos en Brasil), que habitan las riveras de los ríos Curanja y Alto Purús; la etnia amerindia de *Xavante*, en la región brasileña del Mato Grosso; o los habitantes de San Pablo del Monte, un municipio del estado mexicano de Tlaxcala. Según revela el índice *Im*, la oportunidad de la selección debida a la mortalidad es muy elevada, en especial en *cashinahuas* y en los grupos nómadas de Chile, mientras que la elevada natalidad ancestral se manifiesta en los bajos valores de *If*, sugiriendo una reducida oportunidad de la selección a través de la reproducción.
2. *Modelo evolutivo de población desarrollada.* Corresponde a comunidades que han finalizado la transición demográfica y se encuentran en la 4ª fase. Presentan una eficacia biológica ligeramente inferior porque, aunque la frecuencia de descendientes supervivientes a la edad fértil es muy alta – tras la notable reducción de la mortalidad infantil y juvenil con el desarrollo de la medicina y la mejora socio-sanitaria –, la trasmisión genética queda limitada seriamente por la baja eficacia reproductiva, ya que las parejas abandonan su ancestral conducta reproductora conforme implantan el control de natalidad. Son ejemplos de este modelo poblaciones como Francia, Inglaterra y Gales, Australia, así como las comunidades urbanas de Chile y La Habana (Cuba). En estas poblaciones, la oportunidad de actuación de la selección debido a la mortalidad es muy reducida, como indican los bajos valores de *Im*, pero la eficacia biológica global decrece notablemente con los muy elevados índices *If*, debido al gran retroceso que experimenta la natalidad. Especial mención merece el caso de la población de La Habana pues, aunque la reducida mortalidad infantil y juvenil actual determina una oportunidad de acción de la selección exigua– con el *Im* menor de todas las poblaciones comparadas–, *If* muestra un valor demasiado bajo para la escasa natalidad registrada. Esta circunstancia se explica porque, con la implantación de la conducta reproductiva del control de natalidad, no sólo desciende la eficacia reproductora sino que, además, se incrementa la varianza del tamaño familiar.

Tabla 2. Índice de oportunidad de la selección natural de Crow en diferentes poblaciones humanas.

POBLACIÓN	**Im**	**If**	**I**	**Referencia**
a) Poblaciones en desarrollo				
Cashinahua (Perú)	0.79	0.11	0.98	Johnston and Kensinger, 1971
Xavante (Brasil)	0.49	0.41	0.9	Neel and Chagnon, 1968
San Pablo (México)	1.63	0.31	2.46	Halberstein and Crawford, 1972
Nómadas of Chile	1.38	0.17	1.78	Crow, 1966
Tlaxcala (Mexico)	0.59	0.35	1.14	Halberstein and Crawford, 1972
b) Poblaciones tecnológicamente desarrolladas				
Francia, 1900	0.26	0.84	1.32	Jacquard, 1974
Australia, 1900	0.25	0.4	0.75	Cavalli-Sforza and Bodmer, 1981
Chile Urbano	0.15	0.45	0.67	Crow, 1966
Inglaterra y Gales	0.04	1.21	1.29	Sphuler, 1963
La Habana	0.03	0.36	0.4	Vazquez et al., 2012
c) Poblaciones Rurales				
Maragatería (España)	0.22	0.47	0.8	Bernis, 1974
Camprodón (España)	0.04	0.28	0.33	Torrejon and Bertranpetit, 1987
Ute (USA)	0.07	0.47	0.57	Tyzzer, 1974
Chile Rural	0.33	0.22	0.62	Crow, 1966
Alpujarra (España)	0.13	0.3	0.47	Luna and Moral, 1990
Bayárcal (Alpujarra, España)	0.24	0.28	0.58	Luna et al., 2011

3. *Modelo evolutivo de poblaciones rurales de países desarrollados.* Estos grupos muestran una eficacia biológica superior que en los dos modelos anteriores, tanto de las sociedades no modernas como de las poblaciones desarrolladas. Al encontrarse en plena transición demográfica (2ª fase), sus tasas de mortalidad se están reduciendo significativamente debido a la política sanitaria del país pero, a la vez, persisten sus ancestrales modelos de fecundidad elevada. El resultado final es que una gran proporción de la ya elevada descendencia consigue superar la edad fértil, reproducirse y facilitar la trasmisión de sus genes a las siguientes generaciones. Son buenos ejemplos de este modelo ciertas comunidades rurales de España, como La Maragatería (León), Camprodón (Cataluña) o La Alpujarra (Andalucía), así como también de Chile o la tribu indígena norteamericana de *Ute*, entre Colorado occidental y Utah oriental. Estas poblaciones presentan los típicos bajos valores de *If* de las poblaciones en desarrollo y, a la vez, los también bajos *Im*, propios de las comunidades desarrolladas. En consecuencia, este modelo de evolución es característico de poblaciones con máxima eficacia biológica y mínima oportunidad de actuación de la selección natural, ya sea a través de la mortalidad infantil y juvenil como de la eficacia reproductiva.

4. La Epidemiología y la Transición Epidemiológica

La Epidemiología es una disciplina multidisciplinaria que se nutre de fuentes demográficas, sociológicas, sanitarias, biológicas, etc., y que tiene como objeto el estudio de los factores que influyen sobre la salud de las poblaciones de nuestra especie. En las comunidades desarrolladas, las enfermedades que causan la muerte han experimentado un cambio a largo plazo que afecta a la frecuencia, magnitud y distribución de la mortalidad y la morbilidad, entendida como la incidencia de una determinada enfermedad sobre los individuos de una población. Este proceso, denominado transición epidemiológica, tiene lugar cuando, entre las causas de muerte, unas enfermedades son sustituidas por otras. Estas enfermedades se pueden clasificar (Murra y López, 1996; Salomon y Murray, en los siguientes grupos:

a. *Enfermedades transmisibles.* Contiene a las afecciones maternas, perinatales y nutricionales, a las enfermedades infecciosas, parasitarias (diarrea, paludismo, tuberculosis, enfermedades helmínticas) y a las respiratorias agudas.

b. *Enfermedades no trasmisibles, crónico degenerativas.* Hacen referencia a las neoplasias, desórdenes endocrinos, enfermedades cardiovasculares, respiratorias crónicas, músculo-esqueléticas, génito-urinarias, de la piel y subcutáneas, desórdenes del sistema nervioso, anomalías congénitas y enfermedades y síntomas de senilidad.

c. *Causas externas accidentales y violentas.* Corresponden a los accidentes intencionales (suicidios y homicidios) y no intencionales.

La incidencia diferencial de estos tres grupos a lo largo de la transición epidemiológica permite distinguir diferentes etapas que son conocidas como *Fases de la Transición Epidemiológica*:

1ª. Fase; edad de la peste y hambre. Se caracteriza por niveles muy altos de mortalidad, crecimiento poblacional nulo y una esperanza de vida de entre 20 y 40 años.

2ª Fase; edad de la pandemia. Destaca por una disminución significativa de la mortalidad que comporta un crecimiento demográfico exponencial y una esperanza de vida de entre 30 y 50 años.

3ª Fase; edad de las enfermedades degenerativas. En este periodo se produce una caída de los niveles de mortalidad y un aumento en la esperanza de vida que podría superar los 75 años, a pesar de la aparición de las enfermedades degenerativas.

4ª Fase; edad de las enfermedades degenerativas retrasada. Aunque este periodo no está ampliamente reconocido, en general, se acepta como una etapa de los años 70, en la que, con el desarrollo de la medicina en el tratamiento y prevención de las enfermedades cardiovasculares, se incrementaría la esperanza de vida hasta alcanzar los 85 años.

5ª Fase; nuevas enfermedades y cambios de morbilidad. En la actualidad existe una tendencia a definir una quinta fase relacionada con enfermedades infecciosas como el SIDA, el rebrote de la tuberculosis, del paludismo y la caída de la mortalidad de algunas enfermedades degenerativas.

5. TRANSICIÓN EPIDEMIOLÓGICA Y TRANSICIÓN DEMOGRÁFICA: EJEMPLOS EN POBLACIONES DE AMÉRICA LATINA.

Existe una estrecha relación entre demografía y epidemiología, ya que ciertas enfermedades tienen efectos diferenciales dependiendo de la edad y el sexo de los individuos. Si esas enfermedades representan causas de muerte, podrán afectar a la estructura demográfica de la población y, a su vez, la distribución de los individuos por edad y sexo también constituirá un importante factor epidemiológico de la población. Por otro lado, en la medida que las enfermedades infecciosas se reducen con el desarrollo socio-sanitario, la población se envejece, propiciando la aparición de enfermedades degenerativas de incidencia más tardía. Esta estrecha relación puede también alcanzar a la transición demográfica, ya que algunas de sus fases están caracterizadas por concretos comportamientos de la mortalidad, que dependen de la incidencia diferencial de los grupos de enfermedades anteriormente descritos. Todo ello se traduce, en líneas generales, en una correlación entre la transición demográfica y la epidemiológica que, aunque compleja, alcanza a las fases de uno y otro proceso. Con independencia de ciertas discordancias, como la dificultad de precisión de la fase en que se encuentra una población, de extrapolación de las fases entre unas poblaciones y otras, y el efecto de la polarización epidemiológica – coexistencia en una misma población de diferentes fases –, en otras muchas ocasiones las fases de la transición epidemiológica se pueden definir por el grupo prioritario de causa de muerte y por su relación con la fase de la transición demográfica en que la población se encuentra.

Así, la 1ª fase (peste y hambre) caracterizada por una elevada tasa de mortalidad, se corresponde con la 1ª fase de la transición demográfica; la 2ª fase (pandemia), definida por un crecimiento exponencial del tamaño demográfico, tiene lugar durante la 2ª fase de la transición demográfica. La caída de la mortalidad en la 3ª fase epidemiológica, en que comienzan a aparecer las enfermedades degenerativas, correspondería a la 3ª fase de la transición demográfica. La 4ª fase aparecida en los años 70 con el desarrollo socio-sanitario en la lucha contra las enfermedades cardiovasculares, tendría lugar durante la transición de la 3ª a la 4ª fase. Finalmente, la 5ª fase epidemiológica, que surge con la aparición de nuevas enfermedades, tiene lugar en cualquier tipo de población y, por tanto, en cualquier fase de la transición demográfica. Sin embargo, la aparición de estas enfermedades nuevas en las poblaciones desarrolladas se añadiría al aumento de la mortalidad senil que ocasiona el envejecimiento demográfico alcanzado. El resultado final es un incremento de la

mortalidad que, junto a la caída de la natalidad, explicaría el descenso demográfico de las poblaciones desarrolladas que caracterizan la 5ª fase de la transición demográfica.

Según datos epidemiológicos recientes (Fundación de Educación para la Salud, 2015), un 30% de las muertes a escala mundial está relacionado con enfermedades trasmisibles; un 60%, con el grupo de enfermedades crónico-degenerativas; y sólo el 10%, con accidentales y/o violencia. Ahora bien, estos datos fluctúan considerablemente a escala continental presentando una clara conexión con el nivel de desarrollo de las diferentes poblaciones. En relación con la comunidad de América latina, las principales causas de muerte son las enfermedades isquémicas del corazón (10.9%), vasculares del cerebro (8.2%), los trastornos por parto (5.0%), diabetes millitus (5.0%) e infecciones respiratorias (4.8%).

La singularidad cultural del continente americano determina un perfil epidemiológico específico conocido como modelo polarizado prolongado (Frenk et al., 1991), que se caracteriza, en primer lugar, por la sobreposición de fases epidemiológicas, en el que se superponen la alta incidencia de enfermedades no trasmisibles y transmisibles; por la contratransición, o ruptura del principio unidireccional transicional; por la transición prolongada de una fase, o estancamiento epidemiológico; y por la polarización epidemiológica, consistente en una elevada heterogeneidad de grupos sociales y áreas geográficas dentro del mismo país. Pero la singularidad cultural es diversa entre los países que integran la comunidad latinoamericana, y su idiosincrasia particular, en ocasiones, permite describir su peculiaridad epidemiológica. Un análisis reciente en 20 países de Latinoamérica muestra una incidencia diferencial de los tres grupos de enfermedades, permitiendo precisar la fase epidemiológica en la que se encuentra cada país (Figura 7). Esta figura muestra una aproximación del perfil epidemiológico en el que se encuentran estas poblaciones. Destaca en un extremo Haití, por ser el único país donde las enfermedades infecciosas tienen aún mayor incidencia que las crónico-degenerativas, lo que repercute en una menor esperanza de vida; y, en el otro, Uruguay, Costa Rica, Chile o Cuba, en los que la frecuencia de enfermedades degenerativas e infecciosas, no sólo se han invertido, sino que además la diferencia entre ambas es máxima.

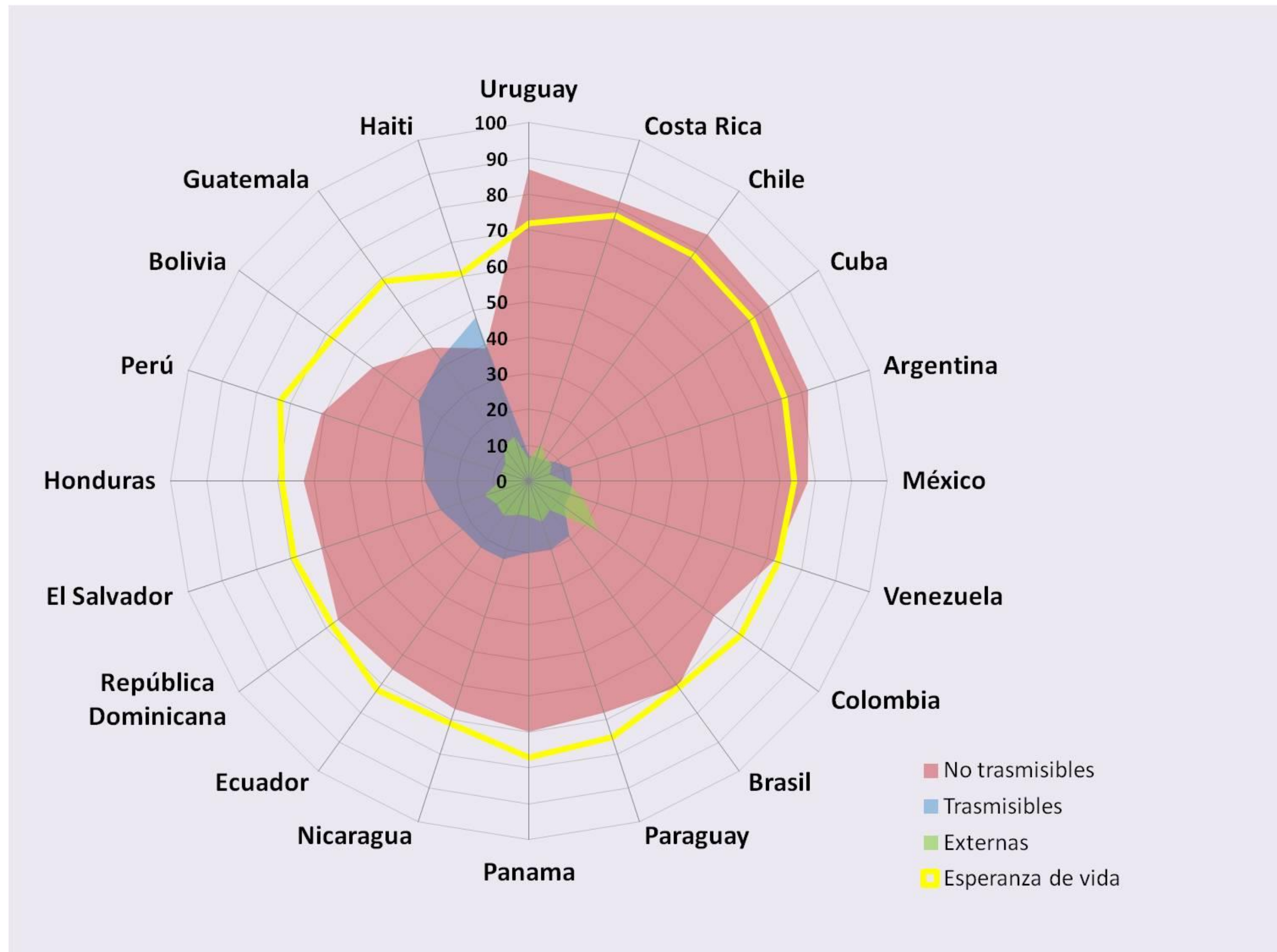


Figura 7. Perfil epidemiológico actual en países de América Latina.

En resumen, se puede destacar la estrecha relación del perfil epidemiológico de una población con su estructura demográfica y, en última instancia, con su eficacia biológica, según las características de la mortalidad. La interrelación entre los cambios demográficos y los estatus de salud representa un punto básico de la confluencia de ambas disciplinas, con repercusión en la biodinámica de las poblaciones humanas. Esta relación es, además, recíproca, ya que la disminución de la mortalidad por enfermedades infecciosas beneficia principalmente a niños, determinando que la población se rejuvenezca. Pero, en la medida que el sector infantil y juvenil sobrevive a estas enfermedades se propicia, por un lado, que una mayor frecuencia de individuos alcance la edad reproductiva y trasmitan más sus genes. Por otro lado, determina la aparición y el incremento de la incidencia de las enfermedades crónico-degenerativo que, por su manifestación tardía, permanecían ocultas en el pasado.

BIBLIOGRAFIA CITADA

Bernis C. 1974. Estudio biodemográfico de la población maragata. Tesis Doctoral: Universidad Complutense de Madrid, España.

Bertranpetit J. 1981. Estructura demográfica i genetica de la població de Formentera. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona.

Bulmer M. 1970. The biology of twinning in man. Claredon Press, Oxford.

Cavalli-Sforza LL, Bodmer WF. 1981. Genética de las poblaciones humanas. Barcelona: Ed. Omega.

Crow JF. 1958. Some possibilities for measuring selection intensity in man. Hum Biol 30:1–13.

Crow JF. 1966. The quality of people: human evolutionary changes. Bioscience 16:863–867.

Frenk J, Prejka T, Bobadilla JL, Stern C, Lozano, R, Sepúlveda J, José M. 1991. La transición epidemiológica en América Latina. Bol Of Sanit Panam 111(6):485-496.

Fundación de Educación para la Salud. 2015. Atlas Mundial de la Salud. Universidad Complutense de Madrid. Ministerio de Sanidad, Servicios Sociales e Igualdad. *http://www.atlasdelasalud.org*

Halberstein RA, Crawford MH. 1972. Human biology in Tlaxcala, México: demography. Am J Phys Anthropol 36:199–212.

Jacquard A. 1974. Anthropologie et génétique des populations. Evolution et hazard. Cahiers d' anthropologie et d' ecologie humaine 11:131–135.

Johnston FE, Kensinger KM. 1971. Fertility and mortality differentials and their implications for microevolutionary change among Cashinahua. Hum Biol 43:350-364.

Luna F, Moral P. 1990. Mechanisms of natural selection in human rural populations: survey of a Mediterranean region (La Alpujarra, SE Spain). Ann Hum Biol 17:153–158.

Luna F, Tarelho AR, Camargo AM, Alonso V. 2011. A study using demographic data of genetic drift and natural selection in an isolated Mediterranean community: Bayárcal (La Alpujarra, South-East Spain). J Biosoc Sci 43:401–411.

Murray C, López AD. 1996. The Global Burden of Disease: a comprehensive assessment of mortality and disability from diseases, injuries, and risk factors in 1990 and projected to 2020. Ginebra. Organización Mundial de la Salud (OMS).

Neel JV, Chagnon NA. 1968. The demography of two tribes of primitive relatively unacculturated American Indians. Proc Natl Acad Sci USA 59:680–689.

Sphuler JN. 1963. The scope of natural selection in man. In: Schull WJ, editor. Genetic Selection in Man. Michigan University. p 1111.

Salomon JA, Murray C. 2002. The epidemiological transition revisited: compositional models for causes of death by age and sex. Population and Development Review. 28 (2). New York.

Torrejon J, Bertranpetit J. 1987. Estructura biodemográfica de la población del Valle de Camprodón. Trabajos de Antropología. 20:393–557.

Tyzzer RN. 1974. An investigation of the demographic and genetic structure of a southwestern American Indian population, the southern Ute tribe of Colorado. Thesis (Ph. D.): University of Colorado.

Vazquez V, Alonso V, Luna F. 2012. Biological fitness and action opportunity of natural selection in an urban population of Cuba: Plaza de la Revolución, Havana. J Biosoc Sci. 43:401–411.

CAPÍTULO 19. ECOLOGÍA DE LAS POBLACIONES HUMANAS: DESARROLLO ONTOGÉNICO, ALIMENTACIÓN Y NUTRICIÓN.

JAVIER ROSIQUE GRACIA[1] Y ANDRÉS FELIPE GARCÍA[2]

[1] Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. javier.rosiqueg@udea.edu.co
[2] Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. rotonda37@gmail.com

1. INTRODUCCIÓN

El propósito del presente capítulo es analizar la variabilidad biológica humana desde un punto de vista ecológico para comprender como interacciona el ambiente con el crecimiento y desarrollo del cuerpo humano y su estado nutricional. Los estudios sobre el desarrollo ontogénico, desde la concepción hasta el envejecimiento, intentan conocer el cambio con la edad de variables como la forma y tamaño del cuerpo o su función, para definir tanto el origen de la variabilidad entre sujetos adultos como los límites del desarrollo normal. La genética y el ambiente influyen en la variación en el tamaño corporal y en el ritmo de crecimiento del cuerpo humano de forma independiente y mediante la interacción gen-ambiente. El ambiente en el que viven los seres humanos es complejo ya que comprende además de los factores físicos (aire, suelos y rocas, luminosidad, altitud, temperatura, humedad, etc.), y bióticos (animales, plantas y patógenos), otros factores propios del medio humano como las condiciones socioeconómicas, el hábitat (rural/urbano), los sistemas de obtención y aprovechamiento de alimentos, y otros sistemas de adaptación funcional (como el sistema de salud y la educación) desarrollados en cada cultura. Las relaciones con el medio pueden conducir a la enfermedad (infecciones y zoonosis), a grandes desafíos para la supervivencia (inseguridad alimentaria) y a interacciones biología-cultura como el incremento de estaturas en las nuevas generaciones y el aumento de casos de obesidad y sobrepeso en todos los países.

Algunas características del medio actúan como factores limitantes ya que, aunque posibilitan la vida dentro de un rango de valores (mínimo-máximo), desafían también una vida saludable cuando se apartan de dicho rango, o imposibilitan un envejecimiento satisfactorio. Se consideran factores limitantes: la gravedad, la altitud, la radiación ultravioleta, la temperatura, la presión parcial de oxígeno,

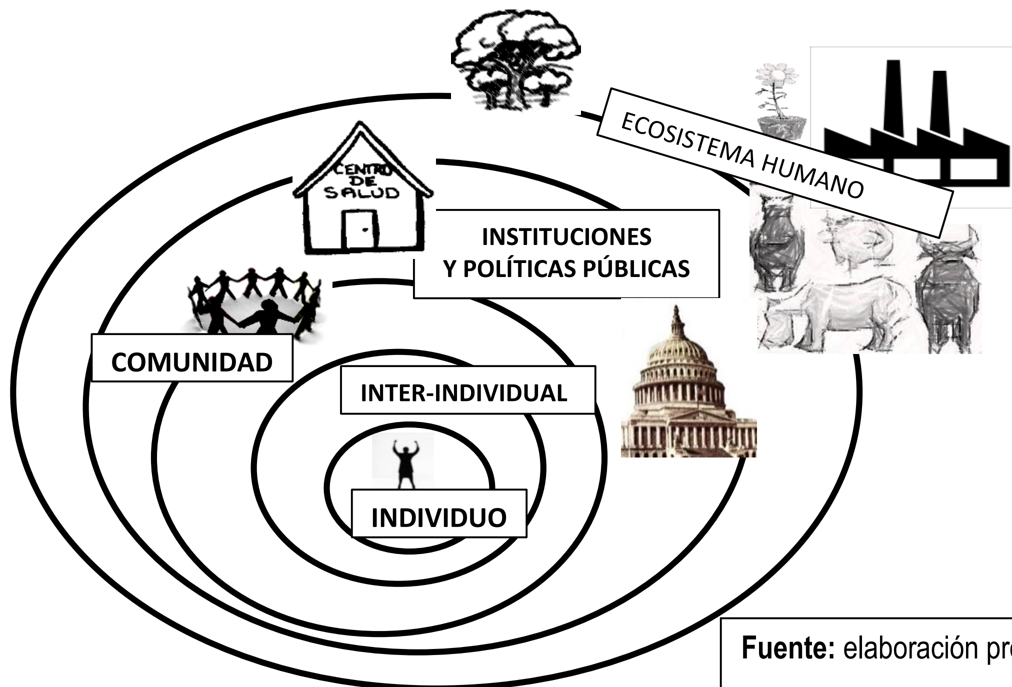
el agua, los nutrientes, los contaminantes y la producción vegetal y animal. Pero también lo son, el nivel educativo, el económico y la actividad física ya que pueden limitar los óptimos para la biología humana. Se reconoce que dichos factores actúan en particular durante ciertos **períodos críticos** (BOX 1) o sensibles del desarrollo ontogénico.

Box 1. Períodos críticos. *Algunos períodos del desarrollo funcionan como las ventanas temporales (período prenatal, lactancia, media infancia y adolescencia) en las cuales se dan cambios biológicos clave del individuo inmaduro para adquirir la funcionalidad de órganos y tejidos. Durante las etapas de maduración se presentan cambios en los tejidos que se manifiestan de forma variable en función de algunos estímulos externos (hormonas, neurotransmisores y nutrientes), es por este motivo* ***que los períodos críticos son más sensibles a la interacción biología-ambiente y a la presencia de factores externos perturbadores*** *como la restricción calórica o el estrés materno.*

El estudio del período prenatal como período sensible ha conducido a la teoría sobre los orígenes fetales de la enfermedad (en Inglés developmental origins of health and disease DOHaD). Esta teoría se apoya en la comprobación de que la exposición a un estímulo externo como la restricción de alimentos en el período fetal puede iniciar efectos a medio o largo plazo que desencadenarán las enfermedades crónicas del adulto (como las cardiovasculares, hipertensión, obesidad y diabetes). A pesar de ello, la restricción de calorías lejos del período crítico o sensible, se ha relacionado con cierto retraso en el envejecimiento y aumento de la longevidad.

Comprender mejor la relación entre biología humana, ambiente y cultura, interesa a los bioantropólogos como profesionales que pueden contribuir al desarrollo del punto de vista ecológico en la planeación de la salud pública y el bienestar. Los modelos ecológicos han tenido mucha influencia desde la década de 1980 en la promoción de la salud y la prevención de la enfermedad (Richard et al., 2011). En estos modelos los comportamientos (hábitos de vida saludables) se muestran como **determinantes del estado de salud/enfermedad** (**BOX 2**) y pueden ser estudiados en relación a los niveles de complejidad que integran el ecosistema humano.

Box 2. Determinantes del estado de salud/enfermedad. *Los determinantes pueden ser establecidos o potenciales y son entendidos como factores causales únicos (por ejemplo: el consumo de frutas o de agua, nutrición: la relación sodio/potasio en el organismo, el bajo peso al nacer, la actividad física diaria >35 min, etc.) o que actúan interaccionando unos con otros en varios niveles de complejidad: el nivel individuo, el nivel inter-individual, el nivel comunitario, el nivel institucional y político y el nivel superior o ecosistema humano. Estos cinco niveles se pueden imaginar cómo círculos concéntricos desde el círculo individuo en el centro (como muestra el gráfico). La búsqueda de los determinantes de la salud/enfermedad a través de los niveles de complejidad se ha denominado recientemente análisis multi-nivel, aunque algunos determinantes se pueden rastrear más fácilmente solo en 1, 2 o 3 niveles. El Institute of Medicine de Estados Unidos adoptó el modelo ecológico, también conocido en el mundo biomédico como perspectiva ecológica, o modelo multi-nivel, como marco conceptual para proponer recomendaciones en salud pública.*



Fuente: elaboración propia.

La mirada de la antropología biológica, situada entre la biología y la cultura, ve la ecología humana como la relación de los humanos con el ambiente donde viven y se propone conocer las respuestas humanas a los factores limitantes del medio (Campbell, 1985). En su relación con el ambiente el ser humano se esfuerza en la consecución de alimentos y de materias primas para la vida diaria (relaciones de transformación). Estas dos actividades requieren la construcción de un sistema socioeconómico complejo que hace de intermediario entre el ambiente y los seres humanos pero que incide en la biología humana a través de la nutrición y del sistema para afrontar la salud, la enfermedad y el bienestar.

Las adaptaciones biológicas posibilitan la supervivencia en el medio transformando a largo plazo (tiempos evolutivos) estructuras (órganos), procesos fisiológicos y comportamientos que permiten la supervivencia y reproducción de la especie. Pero algunos autores han estudiado también las adaptaciones a corto y medio plazo, éstas se pueden denominar también ajustes biológicos o patrones de variabilidad. Se producen gracias a respuestas hormonales y del sistema nervioso, originadas en cambios reguladores en la expresión de los genes (cambios epigenéticos) sin cambios en la secuencia de nucleótidos. Las respuestas epigenéticas permiten dos tipos de ajustes: la aclimatación (respuestas al cambio de temperatura, humedad, luminosidad o altitud), y los ajustes en el desarrollo ontogénico debidos a la interacción gen-ambiente. Cuando el ajuste biológico responde a un factor limitante negativo o a un desafío para la supervivencia, algunos autores prefieren denominarlo acomodación biológica.

La interacción gen-ambiente no es el último nivel de interacción, pues el ser humano también responde a los cambios del medio con ajustes culturales y sociales (extrasomáticos). Estos son cambios basados en comportamientos, presentes también en otras especies, como el uso de herramientas en chimpancés (Boesch y Boesch-Ackerman, 2000). Aunque las adaptaciones comportamentales tienen su origen remoto en tiempos evolutivos, debido a su base neurobiológica y sensorial, en realidad funcionan como adaptaciones a corto o medio plazo pues requieren el manejo de decisiones y elementos no permanentes del medio. Las adaptaciones humanas extrasomáticas de tipo cultural y social como la fabricación de viviendas y vestidos, la distribución de los individuos por funciones sociales, o los conocimientos alimentarios y médicos se pueden considerar también instrumentos para la adaptación a largo plazo (supervivencia y reproducción) de la especie humana. En cambio, las normas religiosas, sociales, económicas y comerciales pueden ser vistas como ajustes

reguladores que pueden ser tanto beneficiosos como desafiantes para la vida de los individuos (Bennett y McGinnis, 2008).

a. LA INTERACCIÓN BIOLOGÍA-AMBIENTE: EL CAMBIO SECULAR DE LA ESTATURA

Las mejoras en las condiciones de vida y atención en cuidados de salud y nutrición a la infancia han producido que la estatura final de los jóvenes se incremente intergeneracionalmente. Este proceso a largo plazo se ha denominado “tendencia secular” o “cambio secular”, en general, pues puede ser tanto un incremento como un decremento para algunas medidas corporales entre individuos nacidos en distintas décadas. Aunque es posible detectar esta tendencia cuando se compara la estatura en períodos largos, aparece claramente entre cohortes decenales de sujetos de la misma edad. Los cambios seculares son en tamaño y en forma corporal. Godina (2013) muestra que desde los años 70 a los 90 del siglo XX la circunferencia torácica de las niñas de Moscú se ha reducido progresivamente al mismo tiempo que sus estaturas han aumentado. El incremento de estaturas y pesos promedio desde el nacimiento a la edad adulta de las nuevas generaciones ha ocurrido a lo largo de todo el siglo XIX y XX de forma paralela a las mejoras en las condiciones socioeconómicas (Weaver, 2011) en un gran número de poblaciones. Este incremento es más pronunciado en la adolescencia que en la infancia y en el medio urbano que en el rural y se encuentra asociado al nivel de vida y los servicios de atención en salud.

Hay estudios disponibles sobre el cambio secular de la estatura en muchos países. Algunos de ellos, analizan la información de las estaturas de los reclutas, otros han utilizado datos de registros de pasaportes o documentos de identidad con información biométrica y otros han recopilado estudios de escolares. En la figura 1 se muestran dos estudios del cambio secular de la estatura a partir de datos diferentes. En Colombia se dispone de los registros del documento de identidad o cédula colombiana que contiene información sobre la estatura de los jóvenes (figura 1A), mientras que en Madrid (España) se dispone de algunos estudios de la estatura de escolares desde hace décadas (figura 1B).

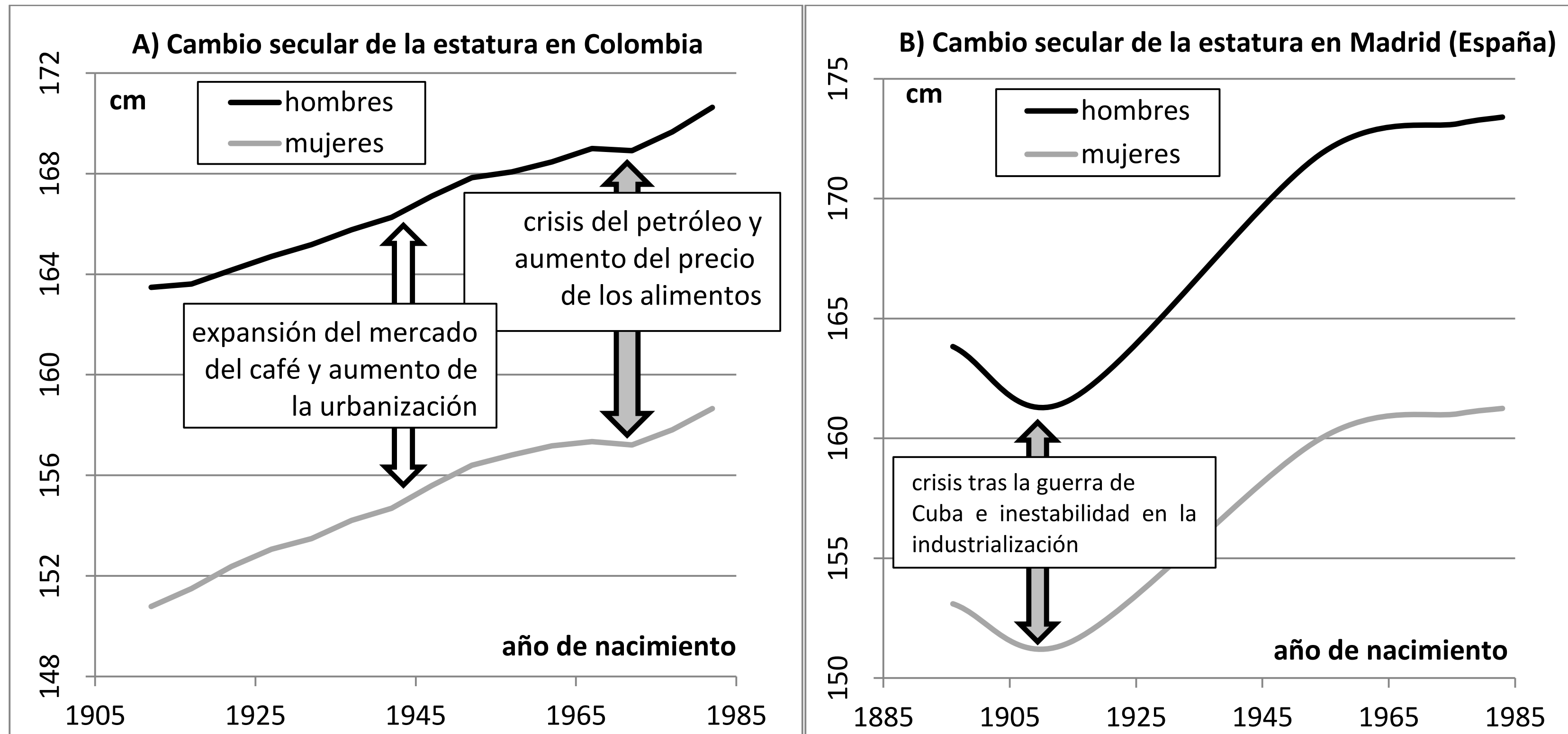


Figura 1. Cambio secular en estatura: A) adultos colombianos nacidos entre 1910 y 1982; la tendencia creciente hacia 1940-45 (flecha blanca) muestra un aumento algo más destacado paralelo a la bonanza económica por la expansión constante del mercado del café y la urbanización, pero hacia 1970-74 (flecha gris) hay una tendencia decreciente por la crisis del petróleo y el aumento del precio de los alimentos (Fuente: reelaborado a partir de Meisel y Vega, 2004). B) chicos y chicas madrileños de 18 años, entre 1896 y 1983; el descenso en estatura hasta 1914 (flecha gris) fue paralelo a la profunda crisis de finales del siglo XIX y principios del XX en el sistema económico al abandonar el modelo colonial, después de la guerra de Cuba de 1898, e iniciarse la nueva industrialización (Fuente: reelaborado a partir de Rosique et al., 2000

El estudio de los registros de más de 8,400.000 jóvenes colombianos nacidos entre 1910 y 1984 (Meisel y Vega, 2004) mostró que durante dicho período hubo un incremento medio en la estatura adulta de 7,2 cm en hombres y 7,9 cm en mujeres (figura 1A), el incremento cada diez años fue de 1,02 y 1,12 cm en hombres y mujeres respectivamente. La figura 1A muestra que las curvas de incrementos de estatura en hombres y mujeres poseen pendientes crecientes con ascensos leves entre 1940 y 45 y un descenso entre 1970 y 74. Estas tendencias biológicas pueden ser explicadas de modo retrospectivo revisando la información histórica disponible sobre los cambios socioeconómicos. La figura 1A muestra gráficamente los cambios sociales que probablemente tuvieron mayor importancia en el bienestar por expansión del mercado del café y cambios en los precios de los alimentos (Hallam, 2004). Por otro lado, las estaturas de los jóvenes madrileños de 18 años (figura 1B) en el período entre 1983 y 1986 obtenidas por recopilación de varios estudios de crecimiento de escolares (Rosique et al., 2000) se incrementaron 9,6 cm en hombres y 8,2 cm en mujeres, lo que supone un incremento por década de 1,1 y 0,9 cm en hombres y mujeres respectivamente. El valor del incremento por década para la estatura encontrado por Meisel y Vega (2004) en Colombia se aproxima al valor de 1 cm por década para hombres y mujeres encontrado en un estudio reciente (Ruiz-Linares et al., 2014) en México, Chile, Perú y Colombia. En dicho estudio, el incremento estatural en Latinoamérica también parece potenciado por la mezcla genética cuando hay ancestros africanos y europeos y en menor medida por las mejoras del nivel educativo y socioeconómico. La figura 1B muestra un descenso de las estaturas de los jóvenes españoles hacia finales del siglo XIX y principios del XX hasta 1914, paralelo a la crisis histórica del modelo económico español tras abandonar el sistema colonial e iniciar la industrialización después del conflicto bélico que enfrentó a España y Estados Unidos en 1898, conocido como Guerra de Cuba. La ganancia estatural en cm/década de las mujeres colombianas fue mayor que la de las españolas, para un período similar. Esto puede ser debido a que las estaturas de aquellas poblaciones que experimentan la eliminación de factores negativos para el crecimiento tienen cambios seculares más notables. No obstante la estatura final en ambos países después de algunas décadas llegó a ser similar a la de las poblaciones de su región sociogeográfica. Este resultado es conocido como el efecto de la comunidad en el crecimiento (A□mann y Hermanussen, 2013), un efecto que no es explicado totalmente por las diferencias en composición genética, sino por efectos del ambiente y la cultura.

Las manifestaciones de los cambios seculares positivos incluyen también variaciones en las proporciones corporales asociadas a un aumento en la longitud de la pierna, una tendencia en la

aparición más temprana de la maduración sexual, y algunos cambios en las proporciones de la cara y cabeza (Godina, 2013). Aunque algunos países europeos parecen haber terminado el crecimiento secular en estatura, muchos continúan incrementando los pesos e índice de masa corpórea (IMC) promedio entre generaciones (obesidad secular), mostrando que no se ha logrado un límite de la expresión genética de la obesidad y que los ambientes de algunos países siguen siendo obesogénicos, en parte porque han cambiado los patrones de la actividad física de los niños y jóvenes modernos por actividad baja en la vida diaria (hipokinesia).

b. Respuestas biológicas a los factores limitantes: adaptación a las elevadas altitudes

Las poblaciones humanas poseen factores limitantes específicos en su ambiente. La baja productividad vegetal del invierno ártico y la escasez de herbívoros y otros animales, son factores limitantes para los esquimales. Al igual que las elevadas altitudes para las poblaciones tibetanas, andinas y etíopes debido a la baja disponibilidad de oxígeno. Mientras que las elevadas altitudes posibilitan respuestas biológicas genéticas y epigenéticas (Dittmar, 2014), el ártico ha estimulado adaptaciones alimentarias y culturales. La posible carencia de vitamina C por la escasez de frutas y verduras no se presenta en la población tradicional esquimal por el consumo de cerebro fresco de foca e hígado de caribú y del contenido estomacal a medio digerir de herbívoros (Johnson et al., 2009).

Las respuestas adaptativas (acomodación) a las elevadas altitudes se encuentran en poblaciones por encima de 3500 m, debido a su exposición a una reducida presión parcial de oxígeno, luminosidad y temperatura, junto con baja productividad animal y vegetal. La baja presión parcial de oxígeno (hipoxia) en el aire de las cumbres elevadas, dificulta la difusión del oxígeno de los pulmones a través de los tejidos y las membranas biológicas, e impide que la hemoglobina de los glóbulos rojos se sature de oxígeno; como consecuencia el crecimiento y la reproducción se ven afectados. De hecho se encuentra más probabilidad de abortos en humanos y en el ganado. A 5500 metros sobre el nivel del mar (msnm) la presión parcial de oxígeno es la mitad que a nivel del mar y a 7500 msnm hay hipertensión pulmonar y riesgo de edema cerebral en alpinistas; a mayor altitud se hace prácticamente imposible la vida humana.

En países con mucha población tanto en regiones altas como a nivel del mar, la gente subestima el efecto de la altitud. De hecho en algunas ciudades colombianas de medianas alturas como Bogotá (2600 msnm), anualmente se registran algunos fallecimientos, en niños que migraron con sus familias

desde regiones de baja altitud, por hipertensión pulmonar junto con casos leves de mal de altura (Díaz, 2012). Las adaptaciones biológicas de las poblaciones tradicionales por encima de 3500m, van desde el incremento del peso de las placentas, el incremento del número de glóbulos rojos en sangre por milímetro cúbico, hasta el aumento de la vascularización pulmonar y la capacidad torácica. El menor peso al nacimiento en poblaciones de elevada altitud (Villamonte et al., 2011) es una acomodación a la hipoxia que posibilita en muchos niños un nacimiento saludable. No obstante los pesos al nacimiento en el sur de Perú son sorprendentemente más altos que en los Andes Centrales y similares a los de la población al nivel del mar (Gonzales, 2013) e incluso superiores a los de los neonatos de madres recién emigradas a elevadas altitudes y esto refleja la adaptación biológica ancestral de la población nativa peruana de elevadas altitudes.

En las elevadas altitudes se presentan también adaptaciones fisiológicas temporales para los sujetos que se trasladan a alta montaña, éstas suelen denominarse aclimataciones. La aclimatación es un ajuste biológico que ocurre cuando el estímulo ambiental es constante y está presente el tiempo suficiente para desencadenar una respuesta biológica. El ajuste toma cierto tiempo en surgir porque requiere un cambio en la fisiología del organismo ante el factor limitante y es reversible cuando la situación que produce el cambio termina. Por ejemplo, el incremento del número de glóbulos rojos por milímetro cúbico, es una aclimatación a la hipoxia cuando nos trasladamos a elevadas altitudes y se produce en unos 4 a 7 días de haber ascendido. No obstante en algunas personas aumenta solo la densidad de glóbulos reduciendo el volumen plasmático. Cuando la persona regresa a nivel del mar, el número de glóbulos rojos vuelve a reducirse hasta los valores habituales (entre 4,7 y 6,1 millones de glóbulos por mm cúbico en hombres y entre 4,2 a 5,4 millones de glóbulos por mm cúbico en mujeres). El desarrollo de la masa muscular como resultado de un frecuente y exigente ejercicio físico o deportivo es también un ejemplo de aclimatación biológica a la actividad y es reversible si el individuo inicia una vida sedentaria.

2. EL DESARROLLO ONTOGÉNICO

Para el ser humano el desarrollo ontogénico u ontogenia es el proceso de formación individual del ser humano maduro biológicamente y abarca desde la concepción al adulto y su posterior envejecimiento. La antropología biológica está interesada en estudiar, las diferencias interindividuales y entre poblaciones desarrollo tanto prenatal como postnatal (Hauspie, 2005) y la variabilidad humana en el envejecimiento (Bernis 2005). El crecimiento es uno de los procesos más notables del desarrollo pero también lo es la

maduración (serie de etapas que atraviesa el organismo hasta adquirir la funcionalidad adulta de tejidos y órganos). El organismo tiene cierta plasticidad biológica para responder a las condiciones ambientales prevalentes gracias a la regulación de la expresión de los genes y la interacción gen-ambiente. Las respuestas ontogénicas son ajustes no reversibles, debido a que el proceso de maduración hace que no se pueda retroceder en el desarrollo. No obstante, estos ajustes del desarrollo tienen valor limitado por ser a corto o medio plazo y por ello dependen de una ventana temporal (o período crítico) para activarse y de no producirse el ajuste, éste no ocurre después.

a. LA PLASTICIDAD TEMPRANA EN EL DESARROLLO

La capacidad de modificar el desarrollo temprano (prenatal y postnatal cerca del nacimiento) en respuesta al ambiente, o a ciertos comportamientos (maternos), se conoce como plasticidad temprana en el desarrollo ontogénico, y refleja la capacidad de un solo genoma de generar una variedad de posibles respuestas biológicas o comportamentales, dependiendo de las características del ambiente. Se sabe que la malnutrición durante la gestación, el consumo de alcohol y sustancias estupefacientes, la contaminación y algunos agentes infecciosos reducen el peso al nacimiento. También a nivel poblacional hay una reducción del peso fetal en elevadas altitudes y en climas tropicales. Pero el bajo peso al nacimiento (BPN) es un parámetro individual, definido por la OMS como peso al nacer inferior a 2.500 g. En las zonas situadas por encima de los 3000 msnm de la provincia de Catamarca (Argentina) el BPN, se presenta en el 6,6% y 7,2% en niños y niñas respectivamente, mientras que solo llega al 2,9% en niños y 3,3% en niñas de zonas con altitud inferior a 1000 msnm (Lomaglio et al., 2007).

El BPN tiene relevancia por ser un predictor del crecimiento posterior y de la supervivencia pues los pesos muy bajos (<1.500 g) aumentan la mortalidad. El BPN es más frecuente en los países asiáticos como efecto de la mayor proporción de madres malnutridas que se encuentra en Asia (Muthayya, 2009), pero también ocurre frecuentemente (16% de los nacimientos) en todos los países en desarrollo. En Medellín, ciudad andina de Colombia de mediana altitud, entre 2003 y 2006, fue del 17% según Vélez-Gómez et al. (2006) y ocurrió en los casos de niños nacidos a término (no prematuros) con retraso en el crecimiento intrauterino. El papel de la suplementación con micronutrientes, como la vitamina B12 y el ácido fólico en la alimentación de la madre ha suscitado interés preventivo, por su papel en la reducción de los casos de BPN (Bjørke-Monsen et al., 2001).

En el desarrollo prenatal (*in utero*) o durante la infancia el ser humano está expuesto al ambiente de los nutrientes y las hormonas. Se conocen una variedad de influencias tempranas que afectan tanto

el desarrollo como la vida adulta a nivel biológico, incluyendo, los patrones de crecimiento, la fisiología del estrés, la presión sanguínea, el metabolismo de la glucosa, el almacenamiento de grasa y la biología reproductiva (Gluckman et al., 2008).

La vida prenatal es uno de los **períodos críticos** (BOX 1) o sensibles de mayor importancia para comprender las respuestas de la biología humana al ambiente. Un ejemplo muy conocido ocurre cuando la velocidad de crecimiento *in utero* y después del nacimiento es baja, esta condición predice un conjunto de posibles resultados tardíos en el adulto como el aumento del riesgo cardiovascular y diabetes del adulto y una escasa producción de hormonas reproductoras. Esto ha apoyado el modelo conocido como teoría de los orígenes fetales de la enfermedad. También, la captación por breves períodos, durante la vida postnatal, de la hormona leptina del tejido adiposo blanco, puede modificar permanentemente el comportamiento alimentario del sujeto, incrementando su ganancia de peso y el riesgo de diabetes en etapas posteriores. La exposición prenatal a las hormonas del estrés (cortisol) que llegan al feto eludiendo la barrera de la placenta puede influir en la respuesta postnatal exagerada del sujeto a situaciones de estrés.

En las décadas de 1950 y 1960, se usó el Di-Etil-Stilbestrol (DES) como un fármaco capaz durante el embarazo de prevenir abortos espontáneos. Se esperaba que esta sustancia preventiva pudiera modificar positivamente el ambiente químico celular *in utero*. Pero fue sorprendente comprobar que la descendencia de las madres tratadas con DES desarrollaban una serie de resultados adversos como por ejemplo el riesgo incrementado de desarrollar cáncer vaginal, infertilidad, menopausia temprana y desordenes inmunitarios. Sorprendentemente se presentaron también problemas de irregularidad menstrual e infertilidad en los nietos, hijos de las personas que habían sido expuestas *in utero* al DES, mostrando que los efectos del DES en las madres, trascendían una sola generación (Titus-Ernstoff et al., 2006) ya que alcanzaban a hijos y nietos.

La plasticidad en el desarrollo puede ser alterada como se deduce de los ejemplos anteriores (el efecto de la velocidad baja de crecimiento *in utero*, los efectos de la leptina, las hormonas del estrés y el DES). Esto es debido a que el proceso de desarrollo ontogénico posibilita al organismo respuestas eficientes a los ambientes cambiantes. Autores como Gluckman y Hanson (2005) argumentan que muchos cambios que muestran plasticidad en el desarrollo son adaptaciones de las generaciones

actuales al ambiente en que se desarrollaron padres y abuelos. El desarrollo ontogénico responde a través de la placenta a algunas características de la química sanguínea de las generaciones anteriores.

Como los **períodos críticos** (BOX 1) se superponen con los períodos de dependencia materna en el metabolismo y fisiología del nuevo ser en desarrollo, es muy posible que las adaptaciones biológicas maternas se puedan transferir al fenotipo en desarrollo de un modo epigenético, pues la sensibilidad celular de los tejidos del nuevo ser es mayor durante dichos períodos críticos (Kuzawa y Thayer 2011).

i. CRECIMIENTO Y DESARROLLO POSTNATAL

Muchas de las observaciones sobre crecimiento y desarrollo se han obtenido mediante **antropometría** (box 3), una técnica no invasiva para obtener las medidas (peso, estatura, longitudes, perímetros, etc.) que describen los cambios del cuerpo con la edad. La **auxología** es la ciencia que estudia el crecimiento y desarrollo del cuerpo humano y a su desarrollo han contribuido tanto pediatras como bioantropólogos. La recolección de datos antropométricos puede hacerse mediante el muestreo transversal, es decir, por obtención de medidas antropométricas para cada sujeto de la muestra en una sola ocasión sin seguimiento, o bien mediante el muestreo longitudinal por medición repetida de los mismos sujetos a intervalos de tiempo establecidos (cada 0,8 a 1,5 años). Los muestreos transversales distribuyen el tamaño de la muestra total por edades (grupos de un año) y sexo. Se considera una distribución adecuada la que incluye tamaños muestrales proporcionales a la varianza de la medida antropométrica estudiada, para cada grupo de edad. Finalmente, la curva de crecimiento (figura 2) en distancia se consigue en los estudios transversales representando gráficamente la mediana, percentil 50 (P50), de la medida antropométrica (estatura, peso, etc.) para los sujetos de la misma edad y sexo. Este tipo de curva también se denomina de ***amplitud*** (BOX 4) del crecimiento, mientras que la curva de velocidad del crecimiento individual representa el ***tempo*** (BOX 4) o ritmo de crecimiento.

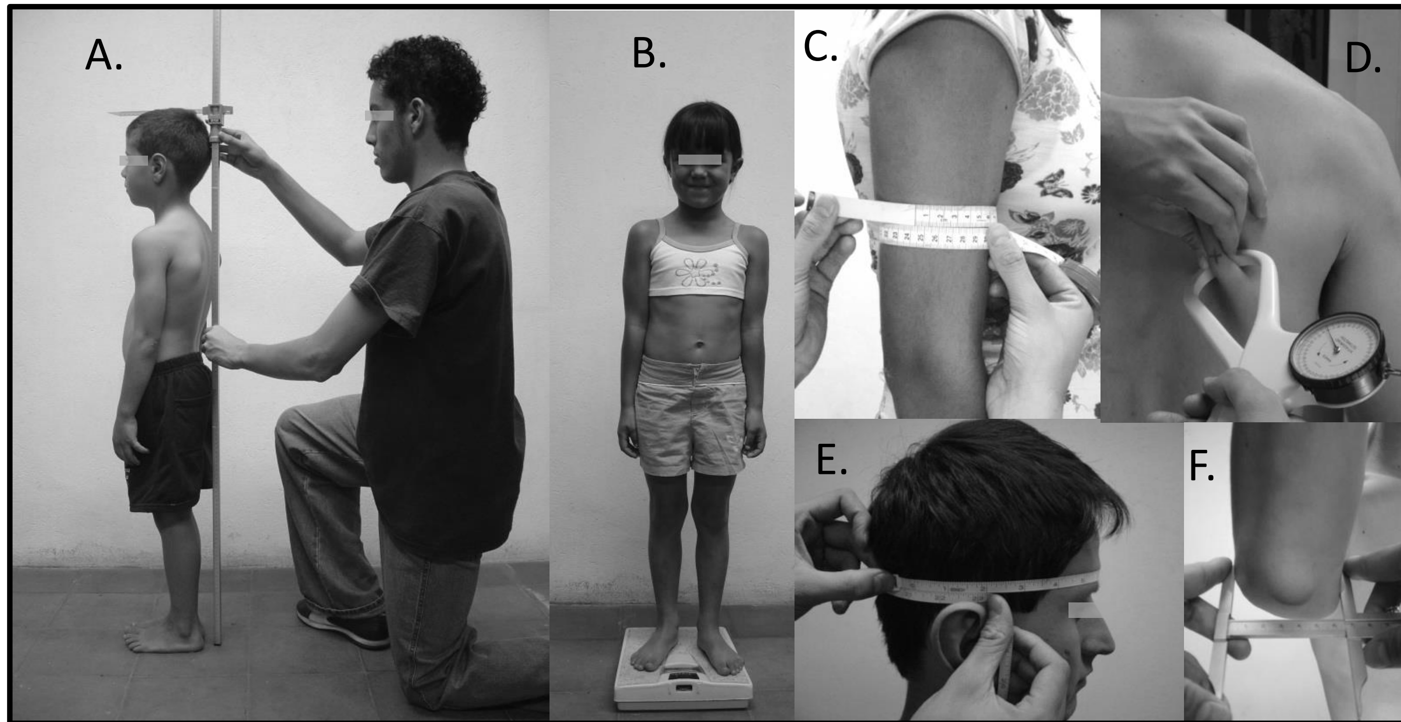
Box 3. Antropometría. Esta técnica permite medir el cuerpo humano y expresar el tamaño y forma corporal utilizando instrumentos de medición portátiles, no invasivos y de bajo costo para trabajos de campo. La estatura y longitudes corporales se miden con un antropómetro (A.), las circunferencias con cinta métrica (C. y E.), el peso corporal en una báscula (B.), el espesor de los pliegues cutáneos con un adipómetro (D.) y los diámetros óseos con el calibre de ramas rectas (F.). Las técnicas de medición deben ser aprendidas con detalle a partir de manuales de entrenamiento como:

$$etm = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n} (m_2 - m_1)^2}{2n}}$$

Fórmula del error técnico de medida para n sujetos

http://www.minsa.gob.pe/portalweb/02estadistica/encuestas_INEI/Bddatos/Documentos%20Metodologicos/Manuales/MANUAL%20DE%20LA%20ANTOPOMETRISTA%202012.pdf

El medidor debe entrenarse, con un supervisor, para obtener medidas consistentes (repetibilidad de las medidas) obteniendo el error técnico de medida (*etm*) para cada variable antropométrica en una serie de sujetos (al menos n=10) a los que se les repiten las medidas después de unas horas en un día determinado. Si las repeticiones de una medida para cada sujeto i se escriben como m_1 y m_2, entonces el *etm* (expresado en la fórmula del cuadro) es la raíz de la suma de las diferencias la cuadrado entre las dos repeticiones para los n sujetos estudiados y dividida por 2n (número total de repeticiones, p. ej.: 2x10, para 10 sujetos). Se considera que después de un buen entrenamiento los valores de los *etm* deberían ser < 1% del promedio de la medida de los sujetos de prueba en el peso, la estatura y perímetros corporales, < 2% para los perímetros y longitudes corporales pequeñas y < 5% para los pliegues cutáneos. Foto: colección propia del Laboratorio de Antropología Biológica de la Universidad de Antioquia (Medellín, Colombia).


A.
B.
C.
D.
E.
F.

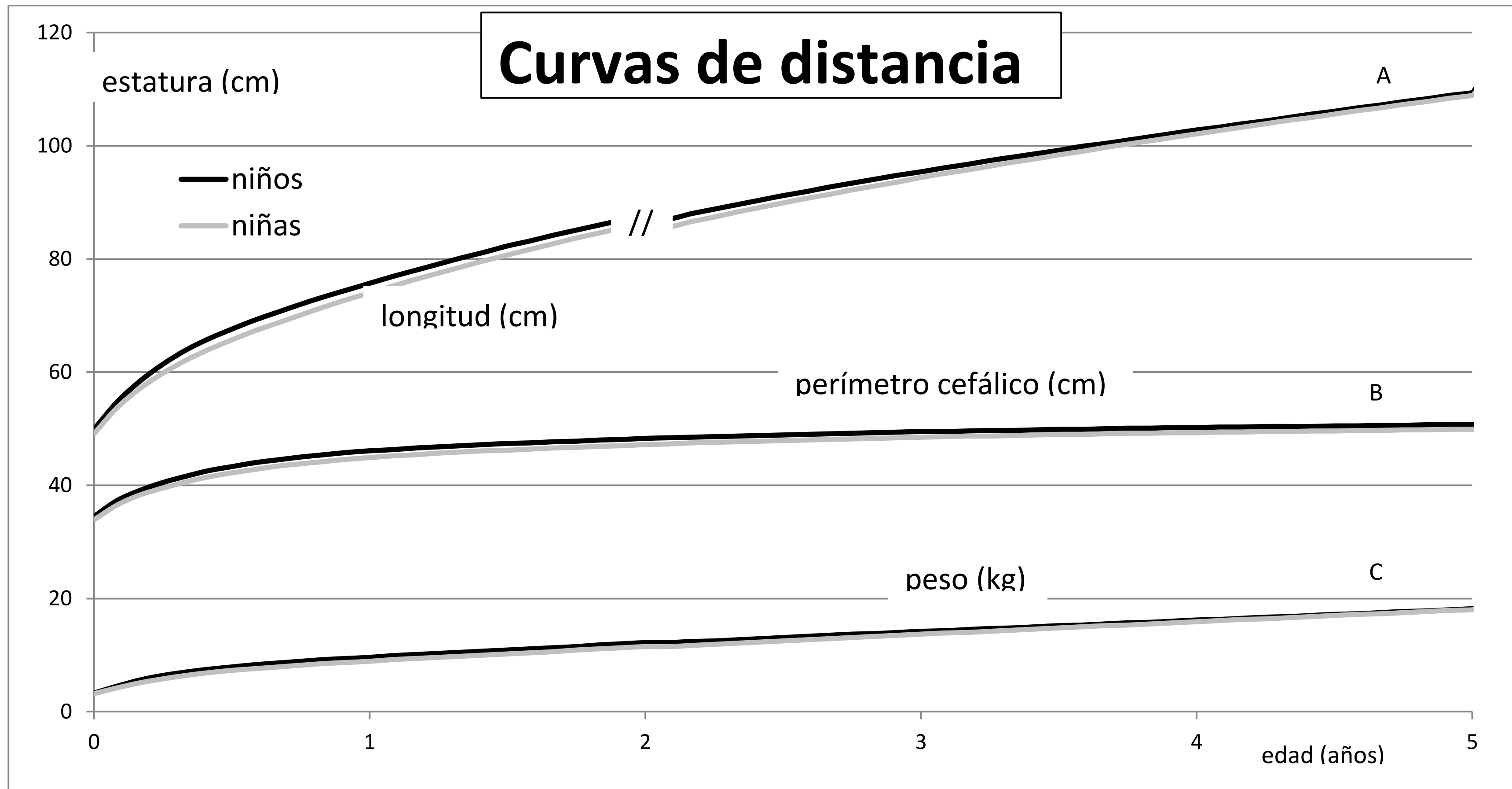
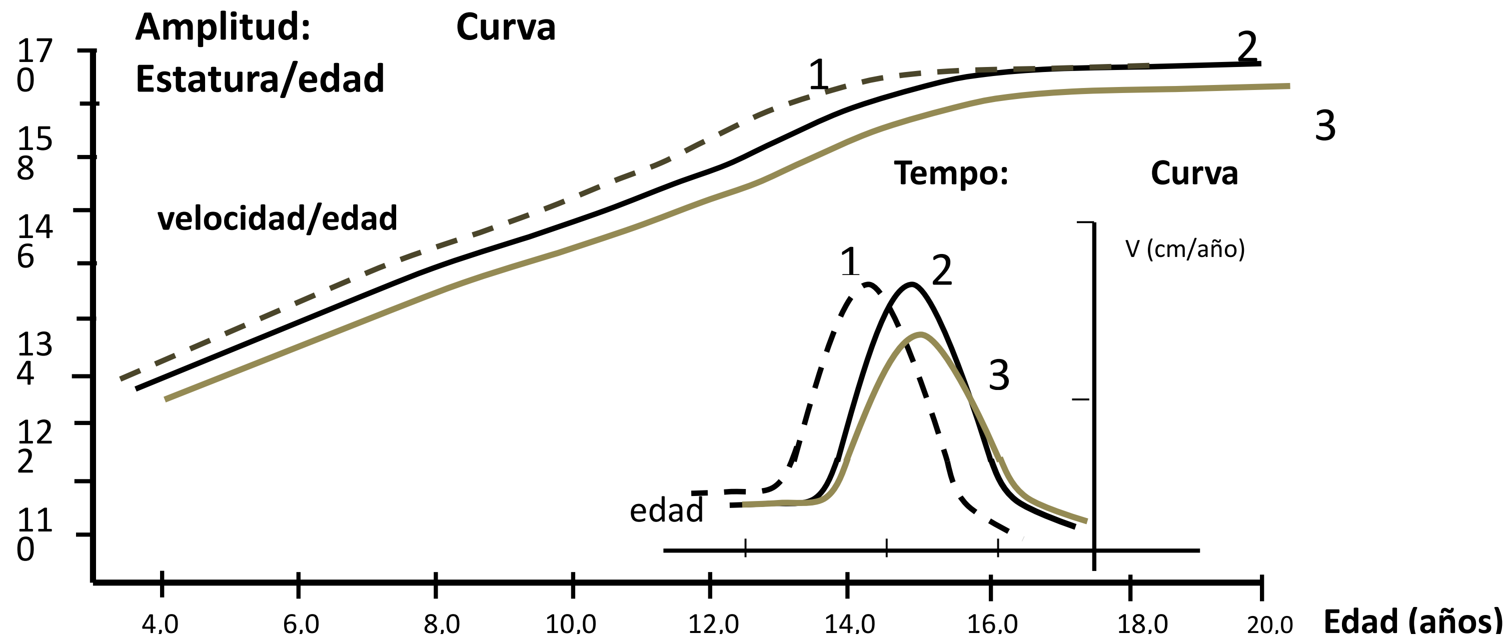


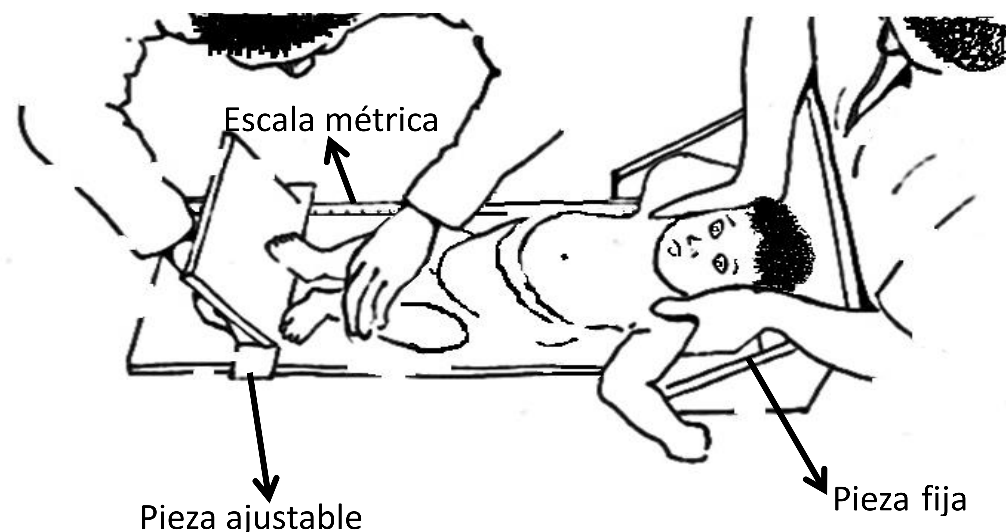
Figura 2. Patrones de crecimiento de niños y niñas de 0 a 5 años, para tres tipos de medidas corporales. Fuente: elaborado por los autores a partir de los datos tabulados de la OMS (2006, 2007).

Box 4. *Amplitud y tempo.* *Estos términos se usan por tradición en Auxología para diferenciar los patrones de crecimiento individual a partir de un símil histórico empleado por Franz Boas un antropólogo alemán que realizó estudios de crecimiento de hijos de alemanes emigrados a Estados Unidos. Franz Boas además de ser conocido como impulsor del enfoque de la antropología americana se interesó por el estudio del efecto de la migración y los cambios de las condiciones de vida en el crecimiento y desarrollo infantil. Como muchos alemanes amantes de la música imaginó que las diferencias del crecimiento entre individuos se parecen a las diferencias entre músicos tocando su partitura. Las diferencias en velocidad o ritmo de crecimiento que se muestran en la curva de velocidad (v [cm/año]/edad) para tres niños (1,2,3), se parecen a diferencias en el tempo de la música ya que el niño que crece más rápido (1) parece que toca allegro y el que toca adagio se parece al que crece a un ritmo más lento (3) aunque llegue finalmente a estaturas similares al niño promedio (2) al final del período de crecimiento. Las diferencias en tempo son diferencias en el ritmo de maduración. Los auxólogos extienden el ejemplo también a la amplitud de las ondas sonoras que diferencia la magnitud entre sonidos, y distingue a los que tocan alto (más decibelios) y bajo (menos decibelios) igual que la curva de crecimiento en distancia (curva estatura/edad) distingue el resultado del crecimiento diferenciando niños altos (1-2) y bajos (3). Gráfico con 3 casos teóricos (Fuente: elaboración propia).*



***Box 5*. *Infantómetro*.** *Es un instrumento portátil para trabajos de campo. Además de marcas comerciales algunos laboratorios logran fabricar su propio equipo de campo a un precio razonable disponiendo de tablas de madera ligera y una cinta métrica. La medida de la longitud de los bebés menores de 2 años suele hacerse entre dos personas que conocen el protocolo de medida y se han entrenado con un supervisor para aplicar la técnica de forma ágil y evitar errores de la medición. El infantómetro se coloca sobre una superficie plana (mesa) y se preparan las condiciones del lugar para que no esté muy frío. La medida es sin zapatos o medias y sin accesorios en el cabello. La madre ayuda a colocar al bebé en decúbito supino (boca arriba) en el infantómetro a sujetar la cabeza del niño, mientras que el medidor aplica una presión suave sobre las rodillas para extender las piernas mientras desliza la parte ajustable del infantómetro hasta realizar la lectura de la longitud que marca la línea más cercana de la pieza ajustable con la escala métrica. La longitud se suele diferenciar de la medida parado unos 0,7cm. Este valor puede estimarse comparando las longitudes de varios bebés que puedan también pararse para repetirles la medida de pie usando un antropómetro. (Fuente: modificado a partir de http://www.who.int/childgrowth/training/apoyo_midiendo.pdf).*

INFANTÓMETRO PORTÁTIL



El *tempo* es una medida de maduración, ya que hay niños y niñas que son maduradores tempranos y otros tardíos en adquirir la estatura final sin apartarse de la normalidad. Las curvas de crecimiento en *amplitud* de la estatura, el peso y el perímetro cefálico en niños y niñas, de 0 a 5 años (figura 2), con buen estado de salud, a partir del estudio de la OMS (2006, 2007) reflejan tres patrones principales de crecimiento para: el esqueleto, tejidos blandos y tejido neurocerebral. En sentido estricto el crecimiento en estatura (figura 2A) se expresa desde los dos años de edad. De 0 a 2 años o antes de que el niño camine y se pare, se suele indicar la longitud del niño en decúbito supino, acostado sobre un **infantómetro** (BOX 5). La forma de la curva de crecimiento en estatura/longitud (figura 2A) tiene el patrón de crecimiento de todas las longitudes y anchuras postcraneales, como la talla sentado, la longitud de los brazos y piernas y las anchuras de la cintura pelviana y escapular. La longitud al nacer es el 45,4% y 44,9%, de la estatura a los 5 años, en el niño y la niña respectivamente. El adulto en cambio triplica aproximadamente la longitud del niño al nacer. Esta curva de crecimiento posee una pendiente creciente hacia el lado derecho del eje de la edad, pues los incrementos en la longitud del esqueleto se acumulan año tras año. En cambio la curva de crecimiento para el perímetro cefálico es muy diferente (figura 2B) por reflejar el patrón de crecimiento cerebral. El 68,1 y 67,9% del tamaño a los 5 años, en el niño y la niña respectivamente, se ha conseguido ya al nacimiento. A los 3 años se llega a completar el 97,6% y el 97,2% en niños y niñas del tamaño que tendrá la cabeza a los 5 años. Esta curva seguirá paralela al eje horizontal de la edad después de los cinco años sin incrementos anuales superiores a 0,1 cm, y solo más tarde, se llegará a la medida máxima del perímetro hacia los 7 años de edad. Este tipo de crecimiento es típico de otras dimensiones craneales (Hauspie, 2005), pero no se logra encontrar en muchas dimensiones de la cara.

Finalmente la curva de crecimiento del peso corporal muestra un patrón aparte, pues el niño nace apenas con el 18% y la niña con el 17,6% del peso corporal que tendrán a los 5 años de edad (figura 2C). La pendiente de la curva de distancia (*amplitud*) crece hacia la derecha de forma más lineal que en la estatura y seguirá aumentando después, ya que el incremento del peso persiste durante gran parte de la vida y permite que el peso del adulto pueda llegar a más de 20 veces el del niño o niña al nacer en muchas personas. El peso corporal está más influido que la estatura por factores ambientales y por ello fluctúa en mayor medida. En cambio, la estatura, en general, posee mayor heredabilidad que el peso y los perímetros corporales. Estos tres patrones de crecimiento, dan la idea de la heterogeneidad del proceso dependiendo del órgano o tejido y muestran la mayor

velocidad de crecimiento neurocerebral respecto al cuerpo en general y el gran potencial crecimiento de los tejidos blandos.

El estudio de la velocidad de crecimiento (*tempo*) requiere de medidas individuales con seguimiento. La diferencia entre la medida actual del sujeto y la anterior dividida por el intervalo de tiempo transcurrido es la velocidad instantánea de crecimiento a la edad actual. Algunos autores prefieren denominar velocidad instantánea solo a la primera derivada de la curva de distancia modelada matemáticamente (Hauspie, 2005). Cuando no disponemos de datos longitudinales y, tenemos solo datos transversales, hecho que es frecuente en los estudios de salud de las comunidades, o de vigilancia nutricional a nivel nacional, no se calculan velocidades de crecimiento sino incrementos anuales.

El incremento anual (δ) para cualquier medida antropométrica representa la diferencia entre la mediana (P50) de la medida en un grupo de edad y la del grupo de edad anterior a éste, para el mismo sexo. La figura 3 es la representación gráfica de los valores δ de la estatura/longitud, perímetro cefálico y peso, para las diferencias entre las medianas consecutivas de los niños y niñas saludables de 0 a 5 años (OMS, 2006,2007).

Los incrementos postnatales longitud/edad son altos al inicio, y mayores que para las otras dimensiones corporales, pero decrecen cada mes respecto al crecimiento en el mes anterior hasta los 3 años (figura 3A). Esto se presenta en las curvas individuales como una deceleración del crecimiento hasta los 2,5 o 3,0 años de edad, posteriormente se hace más constante la velocidad de crecimiento y la deceleración pierde importancia. Los incrementos del perímetro cefálico (figura 3B) se van reduciendo mes tras mes hasta los dos años, acercándose a valores próximos a cero y se mantienen así hasta los 5 años. Los incrementos del peso (figura 3C) decrecen también notoriamente hasta el primer año pero no tanto como los de la cabeza, después se mantiene una tasa constante de incremento. La figura 3C muestra que dicha tasa sostiene el 8-17% del incremento en peso en niños y el 10-20% en niñas, respecto a los valores al inicio de la vida. No obstante, esta tasa es menor que la que muestran los estudios individuales donde muchos niños y niñas muestran incrementos progresivamente mayores de peso desde los 3 años hasta los 7 u 8 años de edad.

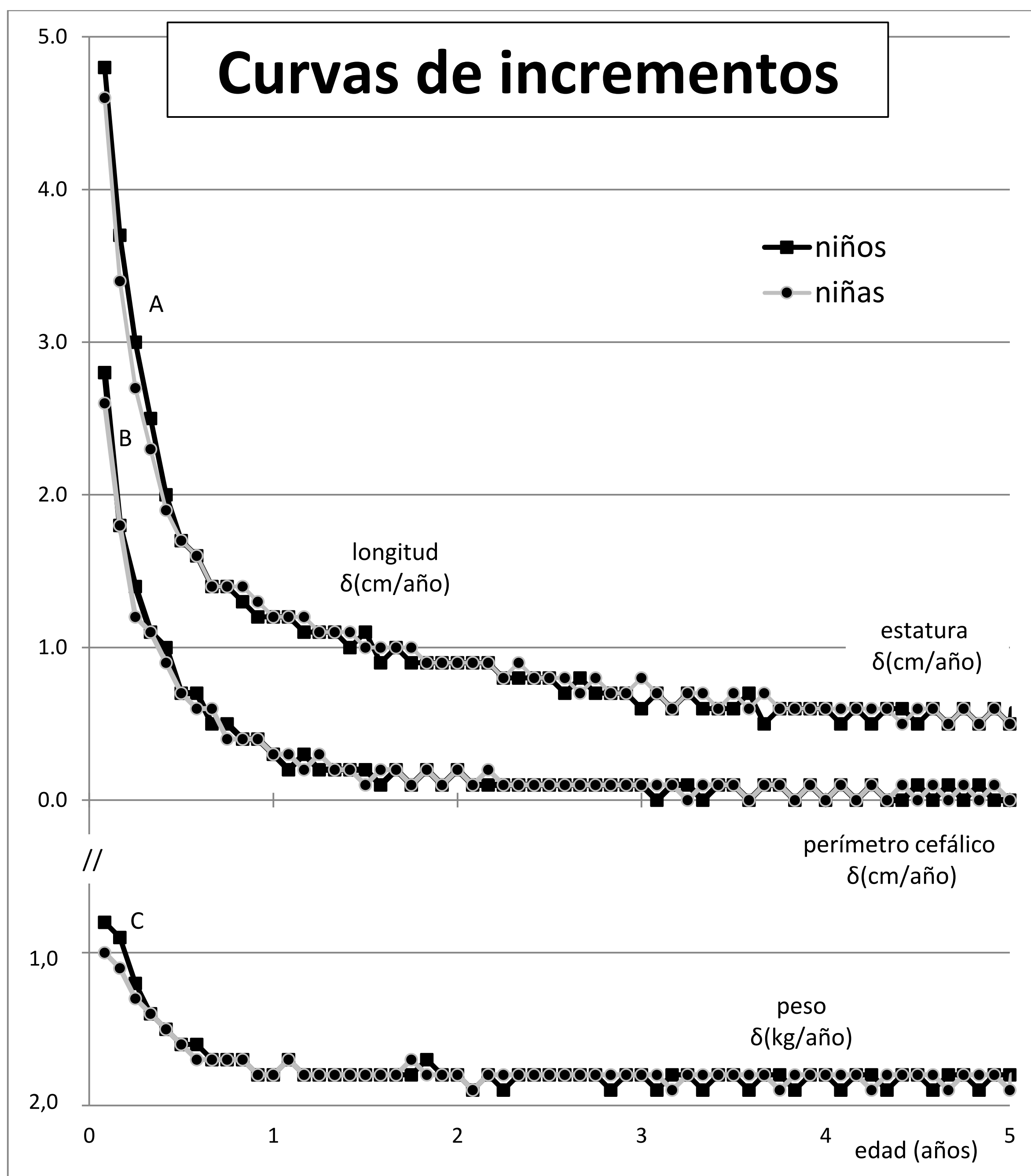


Figura 3. Incrementos anuales de tres medidas corporales en niños y niñas saludables de 0 a 5 años. Fuente: elaborado por los autores a partir de los datos tabulados de OMS (2006, 2007).

ii. Infancia y adolescencia

Desde el punto de vista biológico la infancia está comprendida por la lactancia (primera infancia) y por la niñez (segunda infancia). Su duración es entre 6 y 12 meses, aunque en poblaciones tradicionales es hasta los 3 años. El período es de incremento rápido de velocidad de crecimiento (gran aceleración) seguido de un descenso (figura 2). La segunda infancia (niñez) es el momento (1) de la figura 4b-d, es un período de cambio lento que abarca desde que la velocidad llega a un mínimo hasta que inicia el Brote de Velocidad Estatural (BVE).

Aunque adolescencia es un término más psicológico que biológico definido por los comportamientos relacionados con la formación de la identidad, la maduración psicosocial y la funcionalidad que tendrá el adulto (Buckler, 2007), la biología humana ha adoptado el término adolescencia para describir de forma global el proceso de crecimiento en el período entre el inicio del BVE y su final a los 17 o 18 años, cuando cesa dicho proceso. Durante la adolescencia ocurren los cambios madurativos de la pubertad y de la ganancia máxima de masa ósea. El crecimiento de los distintos segmentos corporales se asocia con cada período del ciclo vital, ya que el crecimiento del tronco se asocia con el momento de la lactancia y adolescencia, mientras que el crecimiento de las piernas se asocia más con la infancia (niñez) y preadolescencia. Por ello, una maduración más temprana (adelanto en *tempo*) repercute en una menor longitud de las piernas en relación al tronco por acortamiento del período biológico de alargamiento de la extremidad inferior. El inicio de la pubertad, período de maduración sexual, se relaciona con la aparición de vello sexual o vello púbico, pero también con otros cambios somáticos como el desarrollo mamario, desarrollo de los genitales y fisiológicos (menarquia y espermarquia). La maduración sexual también tiene un *tempo* o ritmo individual y por ello hay maduradores tempranos, promedio y tardíos. Pero no se debe confundir maduración temprana y pubertad precoz, ya que la precocidad se considera una condición extrema (Carel y Léger, 2008) definida por la aparición de los primeros caracteres sexuales secundarios antes de los 8 (en niñas) u 8,5 años (en niños). En cambio la maduración temprana está dentro de la variabilidad normal, donde algunos sujetos maduran más rápido que otros.

La curva de *amplitud* de la estatura desde los 3 a los 18 años o más, atraviesa la segunda infancia y adolescencia y finaliza alcanzando la talla del adulto. En estudios poblacionales es la talla promedio o asíntota superior (figura 4a-c). La curva de crecimiento obtenida por Rosique y Aréchiga (2010) para hijos de emigrantes campo-ciudad residentes en México DF (colonias de Iztapalapa y

Coyoacán) mediante el modelo no estructural LMS (Cole, 1990) proporciona una estatura final promedio de 166,6 cm a los 18 años en niños y 154,4 cm en niñas. De los 18 a los 20 años de edad se observa un incremento medio muy modesto de +0,2 cm (niños) y +0,3 cm (niñas). Incrementos de estatura inferiores a 0,5 cm no representan un cambio biológico importante como ocurre ya en la mayoría de las poblaciones. La curva de velocidad de la estatura permite estudiar la magnitud y momento (*tempo*) del estirón puberal o brote de crecimiento, causado por el efecto activador de la hipófisis y las hormonas sexuales. La curva de velocidad es similar aunque no idéntica a la curva de incrementos medios en el estudio poblacional de los niños y niñas mexicanos (figura 4b-d) y muestra un tramo de incrementos decrecientes (momento 1), donde parece que cada año se crece más lentamente, llegando a un mínimo hacia los 9,5 y 7,5 años respectivamente (momento 2). Después inicia un tramo (momento 3) en forma de campana (BVE= Brote de Velocidad Estatural o, PHV= *Peak Height Velocity*) como consecuencia de la aceleración del crecimiento de la adolescencia. La campana finaliza con velocidades de crecimiento muy bajas cerca de los 18 años. Durante el brote o estirón ocurren la mayor parte de los cambios madurativos de la pubertad. El máximo del estirón ocurre hacia los 12 años en chicas y hacia los 14 años en chicos en la mayoría de los sujetos. En el estudio de la población mexicana está a los 11 años en niñas y 13 en niños (BVE de la figura 4b-d) probablemente porque entre los hijos de emigrantes hay maduradores tempranos. No obstante el cálculo de la edad al BVE puede variar entre estudios transversales respecto a los longitudinales (con seguimiento). Los estudios transversales también muestran un estirón adolescente algo achatado en altura (Hauspie, 2005).

En los estudios de crecimiento individual, algunos niños (≈20%) también tienen un brote previo (estirón de la media infancia) como consecuencia de su adrenarquia (maduración de las capsulas suprarrenales) que se sitúa hacia los 5,5-6 años en chicas y hacia los 7,5-8 años en chicos. Este pequeño brote se aplana en la curva de velocidad de la mayoría de los estudios poblacionales, o es imperceptible, pero el modelo LMS tiene la habilidad de evidenciarlo (momento 2 de figura 4b-d) porque ajusta de modo independiente los cambios de cada región de la curva mediana (P50) gracias al uso de splines cúbicos a cada edad.

b. Dimorfismo sexual

Las mujeres en relación a los varones poseen en general estaturas menores por su menor cociente pierna/tronco y esto se relaciona con su llegada más temprana a la pubertad. La curva de

distancia de 3 a 20 años (figura 4 a-c), muestra que existe una diferencia en la estatura final de 12,2 cm entre chicos y chicas mexicanos. Esta diferencia llega a 13 cm, en promedio, en muchas poblaciones humanas. El dimorfismo sexual, es una tendencia propia de nuestra especie y otros primates, donde en general los machos son de mayor tamaño, peso, densidad ósea y corpulencia que las hembras. La mayor estatura de los niños en crecimiento respecto a las niñas se mantiene inferior a 1cm antes de los 9 años. Pero solo entre los 9 y 13 años las niñas superan en estatura a los niños debido a que poseen un mayor adelanto madurativo en el desarrollo del esqueleto y sistema hormonal. Es notable que entre los 11 y 12,5 años las niñas en promedio sean 2cm más altas que los niños (Hauspie, 2005). Después de los 13 años y hasta los 18 años el dimorfismo sexual en estatura posee valores positivos para los niños por su notable BVE frente a las niñas.

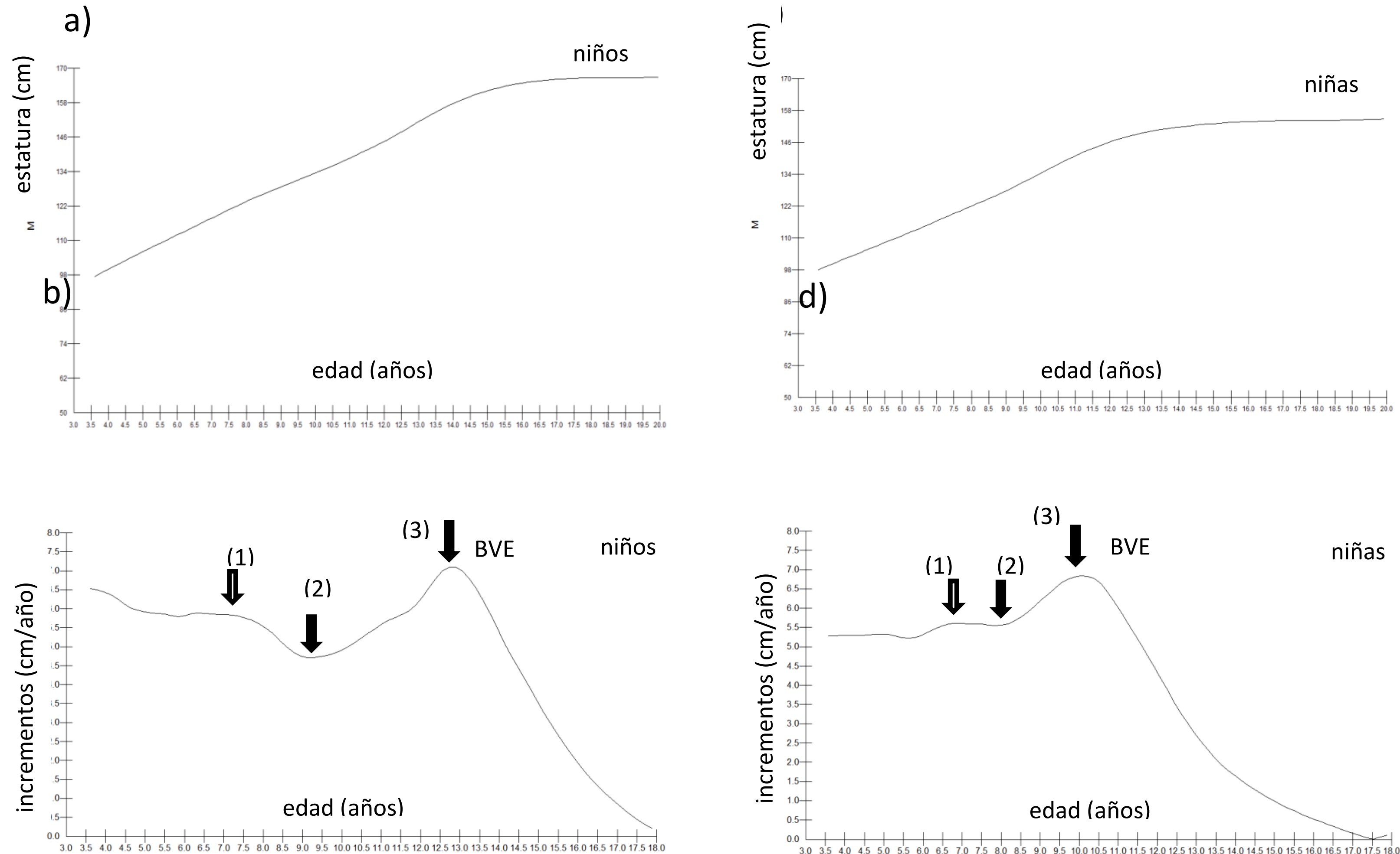


Figura 4. Curvas de crecimiento ajustadas mediante el modelo LMS (Cole 1990) procedentes de las colonias populares de México (Iztapalapa y Coyoacán). Se muestra la mediana (P50) de la estatura de niños (a) y niñas (c) y la estatura adulta promedio de esta población de hijos de emigrantes campo-ciudad. Se muestran también las curvas de incrementos medios (b y d) para obtener gráficamente tres momentos: (1) el descenso de velocidad del final de la niñez, (2) la edad del inicio del BVE y (3) la edad del pico del BVE, en ambos sexos (Fuente: modificado a partir del estudio de Rosique y Aréchiga (2010).

c. Nutrición y crecimiento

Muchos estudios evidencian la importancia de la alimentación y nutrición en el crecimiento humano, y atribuyen a la calidad nutricional y a las enfermedades infecciosas las diferencias en crecimiento físico entre poblaciones. La causa más común del retraso en el crecimiento de los niños en situaciones de pobreza es la desnutrición temprana. Dicha situación favorece la instalación de infecciones por la función inmunitaria disminuida, y aunque muchos niños sobreviven a este problema es posible que en ocasiones experimenten dificultades en el aprendizaje y de adultos tengan menor desempeño físico. La revisión de historias clínicas de los menores de 5 años del estudio de Cardona et al. (2011) muestra que los bebés que no recibieron lactancia materna presentaron una frecuencia superior de patologías respiratorias (61,5%) en relación a los niños que tuvieron lactancia materna (41,3%). Este tipo de hallazgos da importancia a la calidad de los alimentos durante las primeras etapas del crecimiento humano. A los 5 años los niños desnutridos de Manizales (ciudad de la región andina de Colombia) muestran medidas inferiores a las de los niños eutróficos con diferencias de 2047g en peso, 2,4cm en talla y 0,8cm en perímetro cefálico (Cardona et al., 2011). También, es frecuente que cuando existen limitantes en la disponibilidad de los alimentos los niños estén más afectados por la desnutrición que los jóvenes y adultos (Boonstra et al., 2001) debido a que sus demandas nutritivas son mayores por atravesar **períodos críticos** (BOX 1) de su desarrollo en los que necesitan no solo el aporte en cantidad sino proteínas y micronutrientes de calidad.

La baja talla para la edad es una condición nutricional de retraso en el crecimiento esquelético. La causa ambiental más frecuente es la restricción de alimentos cuando ésta es prolongada (desnutrición crónica) o la situación de desnutrición e infección, aunque puede haber muchas otras causas relacionadas con el afecto en el hogar (deprivación psicosocial) y con problemas hormonales. Para diagnosticar a un niño con baja talla para la edad, se suele obtener su estatura en centímetros y se calcula el puntaje z de su talla del siguiente modo:

$$\text{Puntaje z} = \frac{\text{Estatura del niño} - [\text{Mediana (P50) de la estatura de la referencia}]}{\text{Desviación típica de la estatura de referencia}}$$

El cociente es fácil de obtener, buscando la mediana y la desviación típica de la referencia (para la misma edad y sexo del niño en estudio) entre los valores tabulados por la OMS (2006, 2007) o con el uso de software sencillo como los programas de descarga gratuita WHOAnthro v. 3.2.2.

(2011) disponibles en http://www.who.int/childgrowth/software/es/ y WHOAnthroplus disponible en y http://www.who.int/growthref/tools/en/.

El puntaje z compara cuantitativamente la talla del sujeto con respecto a las tallas de referencia para población sana OMS (2006, 2007) pero en unidades de desviación estándar y expresa la cantidad que se desvía cada sujeto respecto de la referencia. En los menores de 6 años, los valores extremos como z < -3,0 pueden esconder problemas hormonales o síndromes genéticos que requieren atención en pediatría, los valores de z < -1,0 y hasta -2,0 representan riesgos leves de desnutrición y los valores de z < -2,0 se evalúan como baja talla para la edad.

La prevalencia de desnutrición crónica en menores de 6 años, en Colombia se ha ido reduciendo progresivamente década tras década hasta situarse en el 13,2% (ENSIN, 2010) valor que se puede considerar bajo o moderado. Sin embargo, las prevalencias de desnutrición crónica son mayores en grupos indígenas de vida tradicional como los indígenas Embera (prevalencia de 31,06%) del suroccidente de la región andina central (Rosique et al., 2010). La desnutrición crónica suele aumentar también entre la población de estrato socioeconómico bajo, en zonas rurales, y en grupos de economías pescadoras fluviales o costeras y amplias regiones de menor densidad de población como la Amazonía y la Orinoquía colombianas. El tamaño familiar también influye ya que se ha visto que en familias colombianas de 6 hijos o más, los últimos son los que pueden estar más afectados por problemas de desnutrición crónica y de crecimiento (ENSIN, 2010). El contexto urbano no logra proporcionar buenas condiciones de crecimiento para los niños de las familias grandes. Además, los primeros hijos viven un ambiente de cuidados más favorable cuando la familia se incorpora a su primer empleo y recibe la ayuda de la familia extensa, pero los últimos hijos ya viven las crisis económicas de las familias de recursos limitados.

d. ENVEJECIMIENTO

El envejecimiento es el proceso de disminución progresiva de la funcionalidad de los tejidos y órganos del cuerpo, con la consiguiente pérdida de capacidad de ajustarse a los estímulos ambientales (Bernis, 2005). Usando indicadores de cambio con la edad para la fisiología, morfología, funcionalidad y conducta podemos describir el envejecimiento a pesar de la gran variabilidad interindividual en su inicio y en su curso. No obstante, siempre será difícil distinguir entre el envejecimiento normal o satisfactorio y el deterioro por enfermedades de la última etapa del ciclo vital. Se ha propuesto que el envejecimiento exitoso o satisfactorio es aquel en que se retrasan los procesos involutivos y muestra una alteración lenta de estructuras y de pérdida funcional.

En la vejez se altera la respuesta celular al daño ambiental, aumentando los fallos en los mecanismos de reparación, replicación y duplicación del ADN, y aumenta la represión génica por falta

de funcionalidad de segmentos de ADN. Además, con la edad la presencia de proteínas no funcionales en los órganos del cuerpo aumenta. Así las proteínas no funcionales se acumulan en el hígado, riñones, cerebro y corazón. Hoy día se sabe que estas proteínas no surgen solo por acumulación de errores en el ADN y en la síntesis de proteínas, sino que pueden originarse por errores de la glicosilación y por los radicales libres. El envejecimiento produce que la unión de algunos azúcares (glúcidos) a las proteínas celulares y al ADN ocurra en lugares insólitos y de formas extrañas originando lo que se denomina productos de glicosilación, estos se acumulan y son de difícil eliminación. Estos productos son abundantes en las complicaciones vasculares de la diabetes (Paneni et al., 2013). Los radicales libres actúan de otro modo. Éstos se forman en las mitocondrias de las células, durante la producción de ATP y agua. La obtención de energía en forma de ATP requiere que los electrones procedentes de la oxidación de los nutrientes por el oxígeno de la respiración, circulen por una cadena de enzimas denominada cadena transportadora de electrones. Si los electrones no circulan de forma adecuada por la cadena se unen de forma inesperada a otras sustancias, convirtiéndolas en sustancias altamente reactivas: los radicales libres. Estos reaccionan con las estructuras biológicas deteriorándolas (Finkel y Holbrook, 2000). En las primeras etapas del ciclo vital las células logran limpiar los radicales libres, pero en la mediana edad éstos son más difíciles de limpiar. La disminución de la producción de proteínas en el envejecimiento está bien documentada en especial para la reducción drástica de hormona del crecimiento (HC) hacia los 60 años de edad y la reducción del tejido muscular de las piernas desde los 30 años. La función de la HC es crucial en los tejidos del adulto sano y su reducción conlleva la reducción de la masa muscular y ósea, el envejecimiento de la piel y la reducción de la función inmunitaria.

La edad al inicio del envejecimiento, la duración absoluta de la vejez y su asociación con patologías del adulto se encuentran afectadas por factores ambientales. Por ello, la investigación sobre el envejecimiento intenta encontrar qué procesos y **períodos críticos** (BOX 1) del ciclo vital pueden tener mayores consecuencias biológicas a largo plazo. Esta es la base para promover una vida saludable desde edades tempranas. La influencia temprana de la alimentación sobre la expresión de los genes tiene efecto en la salud del adulto (Ben-Shlomo y Kuh, 2002). Por ejemplo, en un estudio en Inglaterra de sujetos adultos se disponía de información sobre la edad a la que habían sido destetados. Los que habían tenido un destete con menos de un año de edad, tuvieron de adultos mayor cantidad de colesterol total en sangre, de colesterol-LDL y de apolipoproteína B, respecto a los que tuvieron lactancia natural durante más de un año. Las muertes por enfermedad isquémica del corazón también fueron mayores entre los que habían sido amamantados por menos tiempo.

Hay estudios que relacionan alimentación y envejecimiento. La restricción calórica, si comienza con posterioridad al período en el que ha finalizado el crecimiento lineal humano, ha sido relacionada

con el retraso de los problemas involutivos asociados al envejecimiento. En animales de experimentación la restricción de alimentos calóricos tiene efectos sobre su longevidad. Aunque es difícil proponer un mecanismo para explicar este efecto, se ha mencionado la hipótesis de la atenuación del daño oxidativo en la mitocondrias (Masoro, 2005) por menor uso de oxígeno y menor producción accidental de radicales libres. Tanto los niveles bajos de insulina, como de IGF-1 (*Insulin-like Growth Factor* 1 = Factor 1 de Crecimiento Similar a la Insulina) y el ayuno de glucosa tienen un efecto similar (aumento de longevidad) al de la restricción calórica en ratones que previamente estaban consumiendo una dieta hipercalórica. Otras señales bioquímicas como el resveratrol, procedente de los pellejos de la uva, actúan según Baur et al. (2006) en la activación de genes (Sir2/SIRT1) causando un efecto similar al de la restricción calórica en *Drosophila* (mosca de la fruta) y en la levadura de cerveza (aumento la longitud del ciclo vital un 30%). Aunque los mamíferos y los humanos poseemos también dicho gen (Sir2/SIRT1), llamado el gen de la longevidad, las dietas con restricción calórica o las señales bioquímicas como el resveratrol no actúan en todos los sujetos.

3. ANTROPOLOGÍA DE LA ALIMENTACIÓN Y NUTRICIÓN

Mientras que la alimentación es un comportamiento consciente para obtener, seleccionar y preparar los alimentos según hábitos culturales y gustos personales, la nutrición es un hecho inconsciente que implica la utilización y transformación por parte del organismo de los componentes de los alimentos. Los alimentos proporcionan al cuerpo nutrientes orgánicos e inorgánicos que por su abundancia en los tejidos y su necesidad de ingesta diaria (requerimientos) pueden ser macronutrientes y micronutrientes. El organismo necesita los primeros (carbohidratos o glúcidos, grasas o lípidos y proteínas o prótidos) en proporción mayor que los segundos (vitaminas y sales minerales). Se recomienda que los macronutrientes se consuman de forma general en las siguientes proporciones energéticas: 50-60% de carbohidratos o glúcidos, 30-35% de grasas o lípidos y el 10-15% restante de proteínas. La alimentación rica en proteínas tiene un papel decisivo en el aumento de la longitud, el peso y cantidad de grasa subcutánea de los neonatos (Costa-Orvay, 2011). En los problemas de malnutrición por defecto (desnutrición) y por exceso (sobrepeso y obesidad) no sólo hay desbalance energético por macronutrientes y energía total, pues el déficit de micronutrientes puede presentarse en ambos tipos de malnutrición. Los estudios de salud prestan cada vez más atención a los micronutrientes ya que los déficits de minerales y vitaminas pueden ser silenciosos (carencias parciales) y pasar desapercibidos durante los primeros años, pero influyen en la salud del adolescente y del adulto. El adelanto en la edad promedio de la menarquia (primera mestruación) en las niñas indígenas (Arias, 2001) de algunos grupos colombianos (11,3 años en tule/cuna de la zona andina central de Antioquia, frente a 12 años en población campesina) se atribuye a su asociación con el aumento de peso característico de estas poblaciones y también con el déficit de

micronutrientes. De hecho, el déficit de vitamina D en Colombia se asocia a menarquias tempranas con promedio de 11,8 años en una muestra de Bogotá (Villamor et al., 2011).

Los estudios sobre alimentación y nutrición poseen interés ecológico. El ambiente y la zona geográfica influyen en el tipo de alimentación y en la salud nutricional. Sin embargo la plasticidad metabólica humana para vivir saludablemente en ambientes diferentes y con hábitos alimentarios muy diferentes es enorme. Estudiar los hábitos alimentarios, equivale a estudiar la dieta diaria (la serie de alimentos que el sujeto consume durante el día). Si hay poca variación diaria en los tipos de alimentos consumidos decimos que la dieta es monótona. Las dietas variadas están más cerca de ser saludables por el carácter omnívoro de nuestra especie ya que no tenemos un alimento exclusivo o “ideal”, salvo en el período de lactancia, en el que el bebé recibe los distintos nutrientes necesarios con la leche materna. El omnivorismo es una adquisición evolutiva de nuestra especie y se expresa por la capacidad de combinar alimentos de origen animal y vegetal, con una proporción variable en cada cultura. A pesar de esto, algunos defienden sus hábitos vegetarianos por motivos muy dispares. El vegetarianismo se practica en algunas culturas y grupos humanos por motivos religiosos, pero actualmente también lo practican quienes están en contra del sacrificio de los animales y de la ganadería industrial por razones de salud individual (reducción de la ingestión de restos de hormonas, antibióticos y conservantes en la carne) o del planeta (salud ecológica) para preservar el uso de la tierra y la deforestación. Los conocimientos sobre nutrición para vegetarianos estrictos y para ovo-lacto-vegetarianos han avanzado mucho y han logrado proponer dietas bastante completas para evitar la carencia de nutrientes esenciales. Pero hay algunos riesgos nutricionales para el desarrollo prenatal y de los lactantes que se pueden reducir con suplementos en la alimentación materna. Los hábitos vegetarianos en el adulto, en cambio, pueden ser correctivos cuando hay sobrepeso, obesidad, diabetes tipo 2 o hipercolesterolemia (Sabaté, 2005).

El incremento de las enfermedades crónicas en la sociedad moderna (cardiovasculares, cánceres, la diabetes tipo 2) y la extensión de lo que se ha llamado epidemia del sobrepeso y la obesidad, es evidencia para algunos autores de la falta de adaptación de la biología humana a los cambios de vida que se iniciaron con la agricultura y ganadería hace aproximadamente 10.000 años. Es notable el papel del consumo de la carne en la evolución humana, para la adquisición de cerebros grandes, un cuerpo eficiente para la actividad física y un sistema inmunitario competente. La fisiología del cazador-recolector ancestralmente determinada por selección durante millones de años por su estilo de vida no ha tenido tiempo de adaptarse biológicamente a los cambios de la vida postneolítica. Cordain et al (2005) advierten que desde el neolítico y en los períodos industriales, se han alterado 7 características de la dieta de los cazadores-recolectores: 1) la carga glicémica de los alimentos (actualmente mayor por los azúcares refinados), 2) la composición en ácidos grasos (actualmente

consumimos carnes de animales sedentarios con más grasa saturada), 3) la proporción de macronutrientes (consumimos más energía en forma de carbohidratos y grasas), 4) la densidad de los micronutrientes en los alimentos (actualmente es más reducida debido al consumo de alimentos refinados pobres en nutrientes y el reducido consumo de frutas, vegetales, carne magra y alimentos marinos), 5) el balance ácido-base en sangre (la dieta occidental libera más productos ácidos por tener más cereales, azúcares y carnes grasas), 6) el cociente sodio/potasio (actualmente es más alto por desplazar de la dieta las frutas y vegetales y añadir más sal, leche y derivados lácteos) y 7) el contenido de fibra (actualmente menor). Se ha creado la hipótesis de que puede haber un desajuste entre las cualidades nutricionales de las dietas occidentales y un genoma adaptado a dietas preagrícolas, influyendo así en las enfermedades del adulto relacionadas con la nutrición. Aunque las dietas preagrícolas pudieron ser muy heterogéneas según la latitud, se está debatiendo actualmente sobre cómo promover elementos de una dieta más cercana a la preagrícola, es decir, más basada en carne de animales menos sedentarios, tubérculos y vegetales de raíz, frutas y nueces y reduciendo el uso de los alimentos poco disponibles en el mundo preagrícola (leche y derivados, cereales y harinas refinadas, azúcares refinados, aceites vegetales de adición, bebidas alcohólicas y sal de adición), junto con una actividad física mucho más intensa.

La antropología de la nutrición ha desarrollado modelos para intentar entender la relación entre la malnutrición y algunos factores ambientales como el nivel socioeconómico, la disponibilidad y acceso a los alimentos (seguridad alimentaria) o la calidad microbiológica de los mismos. Los estudios muestran diferencias por estrato socioeconómico en estatura, peso y grasa corporal y prevalencia de sobrepeso y obesidad. Además, se evidencia que en muchas comunidades tradicionales de América (indígenas nativos) las épocas de escasez y la desnutrición infantil se mantienen pero la prevalencia de obesidad también aumenta al ir incorporándose a la economía monetaria y las costumbres occidentales.

a. La malnutrición en la población indígena nativa

Los pueblos indígenas nativos de Colombia tienen actualmente problemas importantes de malnutrición tanto por defecto como por exceso. El pueblo Embera es un grupo amerindio de la familia lingüística Chocó del occidente de Colombia, con problemas de seguridad alimentaria y producción de alimentos. Los problemas de seguridad alimentaria entre los Embera se producen en las comunidades que ponen sus expectativas en desarrollar un estilo de vida basado en la caza, pesca y recolección en un ambiente ecológicamente alterado donde los animales han reducido sus poblaciones naturales y además el cultivo y la producción animal no forman parte de sus tradiciones. La transición a una economía más productiva es difícil y los intentos de transferencia tecnológica no han sido eficientes, por falta de oportunidades educativas entre los indígenas y la falta de comprensión

del idioma y la cultura Embera por parte de los planeadores. La alta prevalencia de desnutrición entre los Embera ha sido problema de preocupación desde la década de los 90 pero todavía muchas de sus comunidades muestran desnutrición crónica (talla baja para la edad) en menores de 5 años, con promedios altos de este problema que superan los encontrados a nivel nacional para niños de las mismas edades. Esto no ocurre en muchos grupos étnicos latinoamericanos, en Chile por ejemplo, los indígenas a los 6 años tienen estaturas similares a las de los niños no indígenas. El estudio de Rosique et al. (2010) de los Embera de Frontino, encontró que mantienen un ideal alimentario insostenible basado en la pesca y caza de animales salvajes. Habitualmente, consumen plátano verde cocido, plátano maduro asado (a veces en bebida), pescado, fríjol y preparaciones de maíz. Las preparaciones con productos cárnicos no siempre están disponibles. El contacto intercultural ha introducido el arroz, sardinas enlatadas, refrescos y productos de panadería. El porcentaje de población de 1 a 70 años con deficiencia en ingesta usual de energía fue del 73,4% y se encontró que ésta aumentaba claramente con la edad hasta los 18 años. La prevalencia de desnutrición crónica fue del 68,9% en menores de 10 años, cifra que quintuplica el promedio para Colombia, mientras que para México en el mismo rango de edad la desnutrición en indígenas es solo 2 veces la encontrada a nivel nacional. La desnutrición en Embera menores de 10 años coexiste con un 19,7% de sobrepeso definido en función de la relación peso para la talla. La prevalencia de sobrepeso y la obesidad tienden a aumentar entre los adolescentes y adultos Embera por el limitante de las bajas tallas adquiridas en su crecimiento.

En las comunidades Embera de Frontino persiste el déficit en la ingesta de energía y nutrientes y deterioro del estado nutricional durante el período de crecimiento y desarrollo. Aunque otros grupos étnicos americanos conviven de forma notoria con la obesidad y la diabetes del adulto (Ramos Rodríguez y Sandoval Mendoza, 2007), ambos extremos son inconcebibles pues son producto de una situación de inequidad. Se requiere establecer programas que respondan a esta situación en coherencia con sus concepciones étnicas específicas sobre la alimentación y el bienestar.

4. Conclusiones

Desde la perspectiva ecológica la investigación sobre la interacción biología-ambiente ha abierto nuevas perspectivas para explicar los cambios intergeneracionales en las estaturas y otras tendencias al cambio corporal que no han finalizado como las relacionadas con el aumento del peso y la prevalencia de sujetos obesos. Aunque los factores limitantes del ambiente, como la hipoxia de elevadas altitudes, y otros factores de ambientes menos extremos desafían la adaptación, las soluciones de la biología humana se basan en la plasticidad por la interacción gen-ambiente. La investigación sobre el desarrollo ontogénico humano en los distintos momentos del ciclo vital permite

comprender que gran parte de la variabilidad biológica deriva de las respuestas individuales en los períodos críticos del desarrollo. Estos también son clave en la comprensión de las enfermedades del adulto y el envejecimiento. La variabilidad en el crecimiento posibilita que tanto los maduradores tempranos como tardíos lleguen a estaturas muy similares al promedio, aunque los maduradores tempranos pueden llegar más fácilmente al sobrepeso. La antropología de la alimentación y nutrición ha aportado en la última década una mirada ecológica y evolutiva sobre las dietas y esto permite criticar las dietas postneolíticas y las que se han desarrollado en la época moderna industrial, por su posible implicación en la aparición de las enfermedades crónicas y en la extensión de la epidemia del sobrepeso y la obesidad. Los problemas de malnutrición diferencian a las poblaciones en su respuesta biológica, siendo los indígenas nativos americanos poblaciones que requieren especial atención por sus altas prevalencias de problemas de malnutrición. Los bioantropólogos mediante los estudios ecológicos con enfoque interdisciplinar pueden contribuir en la comprensión de la salud/enfermedad como una respuesta a las características del ambiente.

BIBLIOGRAFIA CITADA

Arias MM. 2001. Comportamiento reproductivo en las etnias de Antioquia-Colombia. Salud Publica de México, 43:268-278.

A□mann C, Hermanussen M. 2013. The community effect on growth. En: Hermanussen M. (ed.). Auxology. Studying Human Growth and Development. Stuttgart (Germany): Schweiserbart Science Publishers, pp 68-71.

Baur JA, Pearson KJ, Price NL, Jamieson HA, Lerin C, Kalra A, Prabhu VV, Allard JS, Lopez-Lluch G, Lewis K, Pistell PJ, Poosala S, Becker KG, Boss O, Gwinn D, Wang M, Ramaswamy S, Fishbein KW, Spencer RG, Lakatta EG, Le Couteur D, Shaw RJ, Navas P, Puigserver P, Ingram DK, de Cabo R, Sinclair DA. 2006. Resveratrol improves health and survival of mice on a high-calorie diet. Nature (Epub), 444(7117):337-342.

Bennett D, McGinnis D. 2008. Coupled and Complex: Human-Environment Interaction in the Greater Yellowstone Ecosystem, USA. Geoforum 39(2):833-845.

Ben-Shlomo Y, Kuh D. 2002. A life course approach to chronic dissease epidemiology: conceptual models, empirical challenges and interdisciplinary perspectives. Int J Epidemiol, 31: 285-293.

Bernis C. 2005. Envejecimiento. En: Rebato, Susanne, Chiarelli (eds.). Para Comprender la Antropología Biológica. Navarra (España): Editorial Verbo Divino, pp.: 537-546.

Bjørke-Monsen AL, Ueland PM, Vollset SE, Guttormsen AB, Markestad T, Solheim E, Refsum H. 2001. Determinants of cobalamin status in newborns. Pediatrics, 108: 624-630.

Boesch C, Boesch-Ackerman, H. 2000. The Chimpanzees of the Taï Forest: Behavioural Ecology and Evolution. Oxford: Oxford University Press.

Boonstra E, Lindbaeck M, Fidzani B, Bruusgaard D. 2001. Cattle eradication and malnutrition in underfive's: a natural experiment in Botswana. Public health nutrition, 4: 877-882.

Buckler JMH. 2007. Growth at adolescence. En: Kelnar CJH, Savage MO, P Saenger, CT Cowell (eds.). Growth disorders. USA: Taylor and Francis Group. p. 150-163.

Campbell B. 1985. Ecología Humana: la posición del hombre en la naturaleza. Barcelona: Salvat Editores.

Cardona González S, Castaño Castrillón JJ, Galeano Ramírez J, Gómez Ospina DC, González Henao NA, Guzmán Rodríguez MA, Herrera Reyes, JP, Lozano Trujillo AR, Villegas Arenas OA. 2011. Principales hallazgos en el programa de crecimiento y desarrollo de los niños hasta los 60 meses de edad en ASSBASALUD ESE (Manizales, Colombia) entre los años 2002 y 2007. Arch Med (Manizales), 11(2): 127-139.

Carel JC, Léger J. 2008. Precocious puberty. N Engl J Med, 358:2366-2377.

Cole TJ. 1990. The LMS method for constructing normalized growth standards. Eur J Clin Nutr 44: 45-60.

Cordain L, Boyd S, Sebastian A, Mann N, Lindeberg S, Watkings BA, O'Keefe JH, Brand-Miller J. 2005. Origins and evolution of the Western diet: health implication for the 21st century. Am J Clin Nutr 81: 341-354.

Costa-Orvay JA, Figueras-Aloy J, Romera G, Carbonell-Estrany X. 2011. The effects of varying protein and energy intakes on the growth and body composition of very low birth weight infants. Nutr Journal, 10: 140-148.

Díaz FG. 2012. Hipertensión pulmonar a mediana altura en niños. Rev Colomb Cardiol, 19(4): 199-207.

Dittmar M. 2014. Human biological research since 2006 at the Christian-Albrechts-University in Kiel—aging, chronobiology, and high altitude adaptation. Anthropol Anz. 71(1-2):143-53.

ENSIN. 2010. Encuesta Nacional de la Situación Nutricional. Resumen Ejecutivo. Bogotá: ICBF—Instituto Colombiano de Bienestar Familiar.

Finkl T, Holbrook NJ. 2000. Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing. Nature, 408, 239-247.

Gluckman PD, Hanson M. 2005. The fetal matrix: Evolution, Development, and Disease. Gluckman PD, Hanson M (Eds). Cambridge University Press, NY, USA.

Gluckman PD, Hanson MA, Cooper C, Thornburg KL. 2008. Effect of in utero and early-life conditions on adult health and disease. N Engl J Med 359(1): 61–73.

Godina E. 2013. Secular trends. En: Hermanussen M. (ed.). Auxology. Studying Human Growth and Development. Stuttgart (Germany): Schweiserbart Science Publishers, pp. 138-139.

Gonzales GF. 2013. Crecimiento fetal y peso al nacer en la altura - Réplica [carta]. Rev Peru Med Exp Salud Publica, 30 (1):154-155.

Hallam D. 2004. El descenso de los precios de los productos básicos y la respuesta de la industria: algunas enseñanzas derivadas de la crisis internacional del café. En: Dirección de Productos Básicos y Comercio, FAO. Situación de los Mercados de Productos Básicos 2003-2004. Roma: FAO.

Hauspie R. 2005. Crecimiento y desarrollo. En: Rebato, Susanne, Chiarelli (eds.). Para Comprender la Antropología Biológica. Navarra (España): Editorial Verbo Divino, pp.: 485-495.

Johnson JS, Nobmann ED, Asay E, Lanier AP. 2009. Dietary intake of Alaska Native people in two regions and implications for health: the Alaska Native Dietary and Subsistence Food Assessment Project. Int J Circumpolar Health 68(2):109-122.

Kuzawa CW y Thayer 2011. Timescales of human adaptation: the role of epigenetic processes. Epigenomics 3(2): 221-234.

Lomaglio DB, Verón JA, Díaz MC, Gallardo F, Alba JA, Marrodán MD. 2007. El peso de los recién nacidos en el noroeste argentino: variación regional en la provincia de Catamarca. Cuadernos de la Facultad de Humanidades y Ciencias Sociales - Universidad Nacional de Jujuy, 32: 229-239.

Martínez E, Saldarriaga JF, Sepúlveda FE. 2008. Actividad física en Medellín: desafío para la promoción de la salud. Rev Fac Nac Salud Pública 26(2): 117-123.

Masoro ED. 2005. Overview of caloric restriction and ageing. Mechanisms of Ageing and Development, 126 (9): 913–922

Meisel A, Vega M. 2004. ¿Cuánto crecieron los colombianos en el siglo XX? Un estudio de antropometría histórica 1910-2002. Reportes del Emisor, 58: 1-6.

Muthayya S. 2009. Maternal nutrition and low birth weight – what is really important? Indian J Med Res, 130: 600-608.

OMS. 2006. Child growth standards. WHO. Disponible en: http://www.who.int/childgrowth/en/

OMS. 2007. Growth reference data 5-19 years. WHO. Disponible en: http://www.who.int/growthref/en/

Paneni F, Beckman JÁ, Creager MA, Cosentino F. 2013. Diabetes and vascular disease: pathophysiology, clinical consequences, and medical therapy: part I. Eur Hearth J, 34 (31): 2436-2443.

Ramos Rodríguez RM, Sandoval Mendoza K. 2007. Estado nutricional en la marginación y la pobreza de adultos triquis del estado de Oaxaca, México. Rev Panam Salud Pública, 22(4):260-267.

Richard L, Gauvin L, Raine K. 2011. Ecological Models Revisited: Their Uses and Evolution in Health Promotion Over Two Decades. Annu Rev Public Health 32:307–326.

Rosique J, Aréchiga J. 2010. Height growth of children from popular neighbourhoods of Mexico City. En: Research in Physical Anthropology: Essays in Honor of Professor LS Penrose. Datta Banik S. (ed.). Mérida (Yucatán): unas letras industria editorial. pp.: 261-284.

Rosique J, Gordón P, Rebato E, Gonzalez Montero de Espinosa M, Callejo L, Moreno-Heras E, Marrodán MD. 2000. Aplicación del Modelo I de Preece-Baines al estudio auxológico de muestras contemporáneas e históricas de la población madrileña. En: Varela TA (ed.) Investigaciones en Biodiversidad humana. Santiago de Compostela España: Universidad de Santiago de Compostela. pp: 562-572.

Rosique J, Restrepo MT, Manjarrés LM, Gálvez A. y Santa J. 2010. Estado nutricional y hábitos alimentarios en indígenas embera de Colombia. Rev Chil Nutr, 37(3): 270-280.

Ruiz-Linares A, Adhikari K, Acuña-Alonzo V, Quinto-Sanchez M, Jaramillo C, Arias W, Fuentes M, Pizarro M, Everardo P, de Avila F, Gómez-Valdés J, León-Mimila P, Hunemeier T, Ramallo V, Silva de Cerqueira CC, Burley M-W, Konca E, Zagonel de Oliveira M, Roberto Veronez M, Rubio-Codina M, Attanasio O, Gibbon S, Ray N, Gallo C, Poletti G, Rosique J, Schuler-Faccini L, Salzano FM, Bortolini M-C, Canizales-Quinteros S, Rothhammer F, Bedoya G, Balding D, Gonzalez-José R. 2014. Admixture in Latin America: Geographic Structure, Phenotypic Diversity and Self-Perception of Ancestry Based on 7,342 Individuals. Plos Genet 10(9): e1004572. Doi:10.1371/journal.pgen.1004572.

Sabaté J. 2005. Nutrición Vegetariana. Madrid: editorial safeliz.

Titus-Ernstoff L, Troisi R, Hatch EE, Wise LA, Palmer J, Hyer M, Kaufman R, Adam E, Strohsnitter W, Noller K, Herbst AL, Gibson-Chambers J, Hartge P, Hoover RN. 2006. Menstrual and reproductive characteristics of women whose mothers were exposed *in utero* to diethylstilbestrol (DES). Int J Epidemiol 35(4): 862–868.

Vélez-Gómez MP, Barros FC, Echavarría-Restrepo LG, Hormaza-Angel MP. 2006. Prevalencia de bajo peso al nacer y factores maternos asociados: unidad de atención y protección materno infantil de la Clínica Universitaria Bolivariana, Medellín, Colombia. Revista Colombiana de Obstetricia y Ginecología, 57(4): 264-270.

Villamonte W, Jerí M, Lajo L, Monteagudo Y, Díez G. 2011. Peso al nacer en recién nacidos a término en diferentes niveles de altura en el Perú. Rev Per Ginecol Obstet. 2011; 57: 144-150.

Villamor E, Marín C, Mora-Plazas M, Baylin A. 2011. Vitamin D deficiency and age at menarche: a prospective study. Am J Clin Nutr, 94:1020-1025.

Weaver LT. 2011. How did babies grow 100 years ago? Eur J Clin Nutr, 65: 3-9.

CAPÍTULO 20. CO-EVOLUCIÓN GENES-CULTURA

NICOLÁS ARANEDA HINRICHS[1]

[1] Universidad de Concepción. naranedah@udec.cl

"Los organismos no se adaptan a sus entornos; los construyen a partir de las piezas y partes del mundo externo".

(Lewontin, 1983, p. 280).

1. ¿CÓMO EXPLICAR EL COMPORTAMIENTO HUMANO EN SU DIVERSIDAD?

Múltiples disciplinas han intentado dar respuesta a esta interrogante y la teoría de la co-evolución genes-cultura, desarrollada en los años 70's y 80's dio pie a una nueva forma de buscar estas soluciones; esta aproximación sugiere que la interacción entre dos procesos evolutivos, pertenecientes a dominios y escalas diferentes, es lo que ha de ser modelado para entender al *Homo sapiens*.

Por una parte, la **DIT** (por la siglas de uno de los nombres que la teoría recibe en inglés, **"Dual Inheritance Theory"**) reconoce como componente importante en la evolución del comportamiento humano a la selección natural de los genotipos, en tanto posibilita y constriñe los rasgos culturales, a la vez que admite que la cultura sufre su propio proceso paralelo de evolución, que dejará su impronta en la especie con al menos la misma fuerza que su contraparte genética.

Hablamos de co-evolución en el marco de la teoría de herencia dual, pues ella plantea un nexo de afectación mutua que puede existir entre diversos objetos biológicos y culturales. En palabras de Durham (1991), los "(…) genes y la cultura constituyen dos sistemas de herencia de información distintos pero que interactúan al interior de las poblaciones humanas".

La teoría de la co-evolución plantea que los fenómenos de transmisión de información tanto biológica como cultural, así como los factores fisiológicos y psicológicos que los constriñen o modulan, han de considerarse como lo central para entender la evolución del humano moderno, con el reparo

importante de que estas afectaciones mutuas también han de tomar lugar entre estratos, y no sólo entre elementos de un mismo nivel. Así, el consenso general es que la co-evolución ha de ser responsable de la mayor parte de la diversidad genética observable en las poblaciones humanas, pues toma lugar tanto en dimensiones microscópicas como macroscópicas

En una relación de co-evolución cada parte ejerce presiones selectivas sobre la otra, como ha sido ilustrado en la evolución de especies huésped y sus parásitos. De hecho, tradicionalmente, la etología –el estudio del comportamiento animal bajo condiciones naturales (en oposición a aquellos análisis llevados a cabo en ambientes experimentales)- sirvió de piedra fundacional para la DIT (Karl von Frisch, quien fuera galardonado junto a Konrad Lorenz y Nikolaas Tinbergen con el Premio Nobel en Fisiología o Medicina en 1973 por sus trabajos sobre patrones sociales comportamentales, estudió la danza de las abejas).

La intersección entre aproximaciones culturales y biológicas es el nicho idóneo para la **Antropología Biológica**. Este campo de asociación ha probado ser un espacio dinámico desde su surgimiento -oficialmente incierto-, aunque sí hay consenso respecto de su vinculación con la tradición holística de la antropología de cuatro campos de los Estados Unidos. Fue Franz Boas quien instaurara en la academia norteamericana nuestra disciplina con aquellas separaciones complementarias –lingüística, arqueología, antropología física y cultural-, si bien hoy en día aquella conceptualización ha cambiado: por una parte, los primeros dos campos se han visto aún más segregados en sub-especialidades, a la vez que personajes como Sherwood Washburn han propuesto un nuevo enfoque ideal, mucho más interdisciplinar, al argumentar que “la evolución del ser humano sólo puede ser entendida como un problema biosocial” (Fuentes, 2010).

La capacidad humana de almacenar y transmitir cultura -vista en este contexto como un conjunto de información- surgió posiblemente a partir de mecanismos psicológicos que evolucionaron genéticamente (Smith, 1999). Esto implica que en algún punto de la evolución para la especie humana resultaría evolutivamente ventajoso desarrollar un tipo de aprendizaje social que llevara a la evolución cultural acumulativa.

2. EVOLUCIÓN CULTURAL

Desde este punto de vista toda capacidad cultural es una adaptación, por lo que ellas pueden evolucionar gracias a los procesos de aprendizaje social. **Los rasgos culturales son transmitidos de manera diferente a los rasgos genéticos.** Aún más, los genes y los rasgos culturales contienen información codificada de manera muy diferente, a la vez que se almacenan en estructuras biológicas completamente diferentes. Veremos que los medios de transmisión difieren del todo entre ambos

sistemas también. Por todo lo anterior, la evolución cultural conlleva efectos en distintos niveles comportamentales y con variaciones poblacionales importantes, sin necesidad de causar un cambio correlativo en la evolución genética.

Es probable que una vez que la cultura se volvió adaptativa, la selección genética haya causado un refinamiento de la arquitectura cognitiva que almacena y transmite la **información** cultural. Este refinamiento pudo haber tenido mayor influencia en la manera en que la cultura se almacena y en los sesgos que gobiernan su transmisión.

Con todo y, como Ames (1996: 113) apunta, si la capacidad para la cultura evolucionó naturalmente, es decir, de acuerdo con la selección natural, y ella realmente es transmitida socialmente, entonces tuvo que haber evolucionado en base a comportamientos sociales pre-existentes; la cultura, entonces, "tuvo que haber evolucionado a través de la selección natural del aprendizaje social y aprendices sociales. Se sigue de ello el que algunos comportamientos sociales puedan ser "fijos": si no ocurren, el aprendizaje no puede ocurrir; si el aprendizaje no ocurre, la cultura no es transmitida". El término "fijo" refiere, entonces, a la característica de tener presencia estable y ubicua por ser una pieza fundamental que permite que ocurran procesos mayores, como la transmisión de información.

3. PERO, ¿QUÉ ES CULTURA?

La producción y dependencia de la cultura corresponden a uno de los rasgos comportamentales más distintivos de la especie humana, tanto así que su aparición marcó un hito en la historia evolutiva de nuestros antepasados: ***the great leap forward*** (el 'gran salto hacia delante' es el nombre de una hipótesis que sostiene que la cultura afectó drásticamente el curso evolutivo del *Homo sapiens*, proveyéndole sus características comportamentales modernas; ello lo distinguió de sus homínidos y primates contemporáneos).

Por lo pronto, consideraremos como cultura a aquel conjunto de adaptaciones no biológicas –*sensu stricto*– al ambiente, definición que incluye aquel tipo de comportamientos que pueden ser comunicados entre pares y a través de generaciones. Involucra estrategias complejas, compuestas por aspectos cognitivos, sociales, políticos y económicos, y no se limita a sus manifestaciones materiales; esto es, la confección de herramientas, por ejemplo, corresponde a una pequeña porción de la cultura material. La DIT plantea, justamente, el gran debate sobre el límite entre lo natural y lo cultural (*nature versus nurture*); entendemos, por lo tanto, a lo biológico en sentido estricto o convencional.

Con todo lo anterior, cabe mencionar que varios de los autores que sentaron las bases de la DIT no se aventuraron en la complicada búsqueda de una definición de lo que la cultura es, o bien, no se comprometieron con una perspectiva particular respecto de cómo la cultura se comporta.

Boyd y Richerson (1985) definen la cultura en sentido estricto como "(…) información capaz de afectar los fenotipos de los individuos, que es adquirida por ellos a partir de sus pares por enseñanza o imitación".

Por su parte, Durham (1991) la define como "sistemas de fenómenos conceptuales simbólicamente codificados que son socialmente e históricamente transmitidos en y entre poblaciones".

Con todo, y como hemos dicho, consideraremos que **la cultura, la transmisión cultural y la evolución cultural emergen a partir de adaptaciones psicológicas genéticamente evolucionadas, que nos permiten adquirir ideas, creencias, valores, prácticas, modelos mentales y estrategias de otros individuos por observación e inferencia.** Así, el primer paso para teorizar es usar la lógica de la selección natural para desarrollar hipótesis acerca de la evolución y operación de nuestras capacidades culturales de aprendizaje (Rendel *et al.*, 2011). Se recomienda que el lector revise los capítulos de la presente compilación dedicados a la teoría evolutiva y genética.

Lo anterior, debido a que la teoría de la herencia dual (Cavalli-Sforza y Feldman, 1981; Boyd y Richerson, 1985;) intenta conciliar bajo los preceptos darwinianos los aspectos de la cultura humana, con ánimos de explicar la importancia que tienen en nuestra historia evolutiva.

Las adaptaciones cognitivas dan origen a un robusto sistema secundario de heredabilidad – la evolución cultural' que opera por medio de reglas de transmisión diferentes a las de la herencia genética, y puede así producir fenómenos no observados en otras especies menormente culturales. Teorizar acerca de estos procesos requiere tomar en cuenta lo que conocemos sobre el aprendizaje cultural humano y sobre la cognición humana, en el contexto de los modelos evolutivos, que incluyen interacción social, para estudiar sus propiedades emergentes con la meta de hacer predicciones empíricas.

Si bien este enfoque ha visto su nacimiento hace pocas décadas, la evidencia empírica que las disciplinas ocupadas con el método genético han recogido sugieren que **la cultura ha moldeado nuestro genoma hace bastante tiempo** (Laland, *et al*., 2000; Richerson, *et al*., 2010).

El impulso que la evolución cultural profirió a la evolución genética de nuestra especie (en términos de elementos culturales acumulativos) en los últimos miles de años sería responsable del

crecimiento encefálico, las especializaciones cognitivas (Herrmann, Call, Hernández-Lloreda, Hare & Tomasello, 2007), así como del origen de la psicología social y variados cambios fisiológicos en nuestros intestinos, dientes, manos y huesos. No son escasos los modelos evolutivos que, si bien fueron desarrollados para producir predicciones en poblaciones humanas, también han sido útiles para desarrollar trabajo experimental entre especies no humanas –por ejemplo, en ratas-, si bien estos estudios demuestran que no toma lugar una evolución cultural acumulativa como la que la teoría predice para humanos.

a. Transmisión Cultural

Para hablar de evolución cultural, es necesario caracterizar lo que conocemos como transmisión cultural, en tanto es el mecanismo a partir del cual el proceso evolutivo emerge.

La transmisión cultural ha sido objeto de estudio de diversas ciencias, tales como la sociología, antropología, psicología, economía y la biología evolutiva. Luigi Luca Cavalli-Sforza y Marcus W. Feldman (1981), Peter J. Richerson y Robert Boyd (1985) ***y Laland et al. (2000)*** aplicaron modelos provenientes de esta última disciplina en sus intentos por esbozar modelos de transmisión de rasgos culturales; sus contribuciones teóricas corresponden quizás a las más importantes en el contexto del surgimiento de la DIT.

La formalización tradicional o estándar que acuñaron los primeros autores se trata de una ecuación diferencial que describe las dinámicas poblacionales de los rasgos culturales. Si se consideran las dinámicas de un rasgo dicotómico cualquiera en la población de familias **–**compuestas por un individuo progenitor y su descendencia (esta conceptualización estática permite considerar como despreciable la reproducción, o bien, definirla como 'asexual') **–**, una fracción p^x de aquella población tendrá el rasgo x, mientras una fracción $p^y = 1 - p^x$ tendrá el rasgo y.

La descendencia nace sin preferencias definidas, por lo que adoptarán la variante del rasgo parental –la primera a la que son expuestos– con una probabilidad d^x. Sin embargo, en aquellos casos en que la descendencia escoja un rasgo de manera azarosa a partir del resto de la población, por no haber recibido el influjo parental en primera instancia, la probabilidad de que esto ocurra será $1 - d^x$, de lo cual se sigue que las dinámicas del subconjunto poblacional que tiene el rasgo x se pueden describir como:

$$p^x = (d^x - d^y)\, p^x (1 - p^x)$$

Esta ecuación implica que mientras d^x sea mayor a d^y, la distribución poblacional se polarizará entorno al rasgo x (y viceversa), a la vez que la fuerza de socialización parental sería menos importante. Sin embargo, esta conclusión inicial entra en conflicto con la fuerte resiliencia que se ha documentado que los rasgos culturales demuestran, aun en poblaciones minoritarias.

Sin embargo, Richerson y Boyd señalan otros factores que han de favorecer un escenario menos estático, tales como la ampliación del concepto de socialización vertical (parental) en función de la frecuencia percibida de rasgos, la transmisión horizontal (entre pares), a la vez que las migraciones y mutaciones (innovaciones fenotípicas) han de favorecer un escenario menos estático.

En particular, se cree que una mutación, por ejemplo, habría originado la forma alterada de hemoglobina –Hb^s–, que conlleva anemia falciforme pero, a la vez, confiere resistencia a la malaria; esto habría sido una adaptación a la presencia de tal enfermedad, favorecida por una forma de agricultura que incrementaba el número de mosquitos que habitaban cerca de poblaciones humanas.

b. NICHOS COGNITIVOS

Lewontin (1983) criticó una serie de modelos llamados **"llave y cerrojo"** ("*lock and key"*), de acuerdo con los cuales los organismos –las llaves– adoptan sus formas de vida porque fueron hechos para adaptarse a esas maneras de vivir –los cerrojos–. En lugar de la metáfora tradicional que considera la adaptación estrictamente en función de la eficacia biológica (la habilidad de supervivencia y reproducción de un genotipo y/o fenotipo), el autor sugiere la metáfora de la construcción.

De acuerdo con ella, los organismos y sus nichos ecológicos emergen a partir de un proceso de **co-construcción**, por medio del cual se definen de forma mutua. Así, los organismos dan forma a su entorno de manera física, a la vez que determinan qué factores del ambiente externo son relevantes para su evolución, elaborando un conjunto de estos factores en lo que es posible de ser descrito como su nicho.

El sistema de herencia secundario creado por la evolución cultural, como fue mencionado, tiene justamente la capacidad de alterar los ambientes sociales y físicos. Estos, enfrentados por genes en proceso de evolución, corresponden a ambos componentes del proceso denominado co-evolucion genes-cultura.

Por ejemplo, pareciera que la práctica de cocinar fue diversificada alrededor del globo por medio de un aprendizaje social en poblaciones humanas ancestrales. La comida cocida se volvió una fuerza selectiva que achicó nuestros tractos digestivos, dientes y

estómagos (Wrangham, 2009). Una inversión reducida en el desarrollo de tejidos digestivos podría haber liberado energía potencial para la complejización y construcción de más tejido cerebral.

4. ANTROPOLOGÍA Y… ¿PSICOLOGÍA?

No es sino hasta que una especie depende en grado suficiente del aprendizaje proporcionado por otros miembros de su comunidad, que pueden emerger procesos evolutivos culturales, los cuales pueden alterar el ambiente enfrentado por medio de la acción de la selección natural sobre los genes. Para desarrollar modelos de evolución cultural, ha de comenzarse por considerar las hipótesis empíricamente evaluadas sobre nuestro aprendizaje psicológico –cómo las personas aprenden, de quién y qué infieren al hacerlo–para construir un modelo más amplio que describa lo que ocurre cuando un vasto número de individuos aprenden en conjunto y de acuerdo a esas formas identificadas, a lo largo de las generaciones.

Las habilidades de aprendizaje cultural humanas han de ser únicas, debido a su fidelidad y frecuencia de uso, en posibilitar la emergencia de un proceso de evolución cultural acumulativo. Este se caracteriza por contener tanto modificaciones exitosas acumuladas a lo largo de las generaciones, a la vez que errores que resultan beneficiosos en términos adaptativos. La evolución cultural acumulativa construye prácticas adaptativas complejas, herramientas, técnicas y cuerpos de conocimiento (por ejemplo, sobre comportamiento animal y domesticación de vegetales) que continúan mejorándose con el paso de los años (Boyd & Richerson, 1988).

a. INTELIGENCIA SOCIAL

En particular, los modelos de evolución cultural acumulativa sugieren dos rasgos, quizás no intuitivos, de nuestra especie: nuestro éxito ecológico, tecnología y adaptación a diferentes ambientes no se debe a nuestra inteligencia –al menos por sí sola–.

Solos y exentos de nuestra cultura, no tendríamos esperanza alguna de supervivencia (este hecho está íntimamente ligado al desarrollo ontogénico que caracteriza a nuestra especie, sobre el cual la cultura ha influido enormemente).

La efectividad de este proceso evolutivo de acumulación cultural depende en forma crucial del tamaño y la interconectividad de nuestras poblaciones y redes sociales.

El registro arqueológico y los casos etnográficos que describen poblaciones aisladas que gradualmente fueron perdiendo sus tecnologías más complejas pueden ser explicadas de esta forma,

pues sostener esos conocimientos depende de mantener una población enorme y densamente conectada (Powell, Shennan, & Thomas, 2009).

La aproximación de estos autores también sugiere que la evolución cultural permite la creación de **normas sociales**, en forma de estándares que los aprendices adquieren, mediante los cuales pueden juzgar a otros. Muchos modelos demuestran de manera robusta que la evolución cultural puede operar como sostén de casi cualquier comportamiento o preferencia que sea común en una población –ya se trate de cooperación u otros–, mientras no sea muy costosa (Boyd & Richerson, 1988; Henrich & Boyd, 2001). Esto sugiere que diferentes grupos adquirirán diferentes normas y competirán entre sí, en algún punto. Esta competencia favorecerá a aquellos conjuntos de normas que conlleven al éxito de la lucha intergrupal.

5. NUEVOS ENFOQUES

Eva Jablonka y Marion Lamb (2005) sugieren nuevas dimensiones evolutivas, desviando aún más el foco sobre los sistemas de herencia genéticos, en tanto la explicaciones que residen estrictamente en el nivel genómico no explican la selección y adaptación completamente: debemos tomar en consideración también los **sistemas epigenéticos, comportamentales y simbólicos de herencia**. El primero de ellos es posible de ser reconocido en todo tipo de organismos vivos, mientras el segundo se hace presente en un grupo más reducido de ellos y, finalmente, el tercero sólo es posible de encontrarse en humanos, dada la estructuración fisiológica necesaria para el procesamiento simbólico.

Según esta propuesta de la “evolución en cuatro dimensiones”, hay información hereditaria que se lega por más vías que la genética, por lo que el cambio evolutivo puede operar a través de la instrucción cultural, así como por medio de la selección natural.

Uno de los factores claves para entender nuestra evolución es quizás la posibilidad de generar nuevas variantes de fenotipos a partir de cambios genéticos sutiles o inclusive despreciables, conocida como **plasticidad de desarrollo**, principalmente por medio de su relación con la ecología: esta plasticidad se expresa a través de cambios comportamentales, fisiológicos, morfológicos, de crecimiento, historia de vida y demografía, tanto en contextos intergeneracionales como de manera individual.

El reconocer que, más allá de lo estrictamente fisiológico, el mecanismo de herencia comportamental emerge de las potenciales ventaja selectivas de la atención social y el aprendizaje social, conlleva que las claves y patrones comportamentales que componen el contenido de los

medios sociales de comunicación –tales como la simple observación– adquieren desde esta perspectiva una importancia mayor en el estudio antropológico (Fuentes, 2004).

6. ENTONCES, ¿CÓMO EXPLICAR EL COMPORTAMIENTO HUMANO EN SU DIVERSIDAD?

Los antropólogos biológicos estudian sistemas fisiológicos y culturales. Si bien el primer concepto resulta rara vez difícil de definir, el segundo opone cierta resistencia a ser encasillado en una entrada de enciclopedia. Como hemos revisado, en un sentido amplio la **cultura** corresponde a aquellas estrategias por medio de las cuales los humanos se adaptan al ambiente. Sin embargo, el éxito que ellas han tenido han transformado lo que fuera inicialmente un mecanismo evolutivo en el ambiente mismo que nos rodea y domina, pues comprende nuestros patrones de subsistencia, tecnologías, política y economía, arquitectura, relaciones interpersonales, vestimentas, sistemas de creencias, lenguajes, reglas de matrimonio, género, dietas, percepción, cognición, etc.

Debemos recordar que, si bien la cultura ha permeado virtualmente todos los aspectos centrales de nuestra existencia como especie, ella no se traspasa genéticamente de forma directa de una generación a la siguiente, sino que es aprendida desde nuestra concepción en adelante.

Aun así, hay muchos factores biológicos que influencian y predeterminan la capacidad humana de incorporar cultura a lo largo de nuestro transcurso vital, herencia que debemos a nuestros antepasados y que podría incluso estar presente en otros primates, como los chimpancés.

7. ABSORCIÓN DE LA LACTOSA

La evolución de la absorción de la lactosa representa un buen ejemplo de co-evolución genes-cultura. Existe variación sistemática en la fisiología digestiva de la leche en humanos adultos (aunque ella es similar en infantes y adolescentes). De hecho, la mayoría de los humanos adultos sufren de malabsorción de la lactosa, esto es, el nivel de actividad de la enzima lactasa que presentan es insuficiente para descomponer la lactosa rica en energía, por lo que el consumo de leche típicamente conlleva indigestión.

Existen diferencias genéticas que son mayormente responsables de las diferencias fenotípicas entre tolerantes e intolerantes a la lactosa. Existe una correlación entre la incidencia de la absorción de la lactosa y la historia de la industria láctea (la leche no estaba disponible como recurso alimenticio para las sociedades tempranas de cazadores-recolectores), por lo que se estipula que el surgimiento de esta actividad productiva tuvo que haber creado las condiciones culturales, genéticas y ambientales para que tomara lugar un proceso de selección favorable del alelo responsable de la absorción.

De acuerdo al modelo de co-evolución genes-cultura de Cavalli-Sforza y Feldman, el fenotipo tolerante a la lactosa influye tanto la selección darwiniana –basada en las propiedades nutritivas de la leche-, así como la transmisión cultural del consumo de leche, traducible en patrones comportamentales (todo tipo de conductas recurrentes, asociadas al hábito de consumo). El análisis de todos los fenotipos posibles que surgen de esta combinación de sistemas (simplificados en tolerantes, intolerantes, consumidores y no-consumidores) sugiere que la probabilidad de que la descendencia de consumidores de leche también se vuelva consumidores, ha de ser el factor crítico en la determinación de la frecuencia del alelo responsable de la tolerancia a la lactosa. De hecho, pueden existir variadas condiciones bajo las cuales el alelo en cuestión no sea propagado, en aparente paradoja con respecto de su ventaja adaptativa significativa (habrá que considerar, sin embargo, que el sistema entero es enormemente dependiente de la frecuencia inicial del alelo dominante).

Gerbault *et al.* (2011) han indicado como ejemplo de construcción de nichos la selección natural que actuó de manera diferente en Europa y África, basados en el hecho de que en el primer continente hubo selección de una variante de lactasa solamente, mientras que en África fueron seleccionados varios alelos diferentes. Así mismo, respectivamente fue necesaria únicamente una mutación para desencadenar el aumento en la distribución de la *persistencia de la lactasa*, mientras que en el segundo continente habría sido necesarias la articulación de múltiples mutaciones para alcanzar a manifestar con la misma proporción la presencia del rasgo.

Esta habilidad de poder digerir la lactosa en edad adulta parece haber aumentado a altísimas frecuencias debido a una de las presiones selectivas más fuertes que se han descrito. El proceso de construcción de nichos, referido en los párrafos precedentes, destaca por la incorporación de nuevas presiones selectivas en la comunidad, a partir de prácticas culturales: en el caso de la aparición masiva de este rasgo, se plantea que la transmisión cultural de las prácticas de pastoreo generó una presión selectiva estable al haberse mantenido a lo largo del tiempo por un periodo significativo. De esta forma se explica como la co-evolución del rasgo genético y la práctica cultural tiene como resultado la modificación del medio ambiente, es decir, del nicho.

8. Caracteres Maladaptativos

Es en esta línea, que la transmisión cultural acumulativa, de acuerdo a las características que la definen, presenta aún otra dimensión: Boyd y Richerson (1985) proponen la ***hipótesis de la información costosa***, de acuerdo a la cual existen rasgos maladaptativos cuya propagación se impone sobre la transmisión de otras variantes más adecuadas para el *fitness* de una especie, debido a que su contenido se ajusta mejor a la forma diferente de transmisión que tienen.

Ocupamos el concepto de *fitness* en el sentido ambiental, en oposición al meramente reproductivo (la capacidad de producir descendencia viable y fértil), revisado con anterioridad: aquí se trata más bien del éxito que un organismo dado tiene respecto de 'encajar' en un ambiente (*fitting into o fit-ness)*, es decir, de vivir y reproducirse en un entorno específico; de establecer un relación viable con su medio.

Así, por ejemplo, las normas culturales que constriñen la elección de pareja pueden alterar la selección de ciertos genotipos, cuyas manifestaciones no se ajusten a los criterios establecidos para seleccionar una pareja favorable. En este sentido, Richerson y Boyd (2005) sostienen que el modelo de co-evolución genes-cultura puede explicar comportamientos sociales como la **cooperatividad**. Si bien ella existe en primates no humanos, en el caso de los seres humanos ella no se limita a pequeños grupos sociales –la unidad familiar, por ejemplo–, sino que se extiende hacia conjuntos más grandes de individuos, por medio de una marca simbólica propia del grupo. Ello explicaría la competencia intergrupal que surge entre individuos que portan una marca diferente; las marcas serían un tipo de rasgo cultural que mejoran el *fitness* de conjuntos poblacionales cooperativos.

9. RESUMIENDO

Los humanos modernos surgieron quizás en África, esparciéndose por el resto del mundo hace 60 000 años. La domesticación de plantas y animales permitió superar los límites que las técnicas de obtención de alimentos imponían –y los cuales ya se habían alcanzado–, reactivando el crecimiento y la expansión de nuestros antepasados en base a la nueva economía agropastoral, que reemplazó rápidamente el estilo de vida de los cazadores-recolectores.

Sin embargo, la cercanía a vacas, cerdos y otros animales de ganado alteró otros aspectos ecológicos: la directa exposición a algunas de las enfermedades que estos animales no humanos acarrean cambió los patrones comportamentales de virus y bacterias, tales como la influenza, presentándose como nuevas presiones selectivas para el humano.

La teoría de la co-evolución genes-cultura, que nace como rama teorética de la genética de poblaciones, plantea que todo tipo de rasgos culturales y psicológicos, generados a partir de cambios neurobiológicos adaptativos, han de incorporarse, al igual que, por ejemplo, la aparición de patologías, mencionada en el párrafo precedente, como nuevos factores de influencia en las interacciones complejas que compondrían un modelo diferencial de transmisión intergeneracional de información.

Así, tanto los sistemas de transmisión genético y cultural no pueden ser tratados de manera independientes, porque lo que un individuo aprende puede depender de su genotipo, a la vez que la

selección que actúa sobre el sistema genético podría ser producto de –o ser modificada por– la difusión de un rasgo cultural.

En un modelo gen-cultura, los individuos han de ser descritos tanto en términos de su genotipo como de sus rasgos culturales, lo cual supone añadir a las reglas de herencia mendelianas un conjunto de reglas de transmisión para los rasgos culturales.

Se asume que la probabilidad de que un individuo adopte un rasgo depende de si sus progenitores tuvieran tal rasgo (modo de transmisión conservador "vertical"), pero también es posible suponer que un individuo pudiera incorporar rasgos a partir del aprendizaje que le ofrecen individuos con los que no comparte mayor parentesco (transmisión horizontal y oblicua); en particular, por individuos clave dentro del grupo social (transmisión indirecta) o por efecto de la presencia mayoritaria de una variante en el grupo (transmisión dependiente de la frecuencia). Aún más, los rasgos pueden ser adoptados por los individuos en forma independiente a los efectos que ello tuviera sobre su eficacia biológica.

BIBLIOGRAFÍA CITADA.

Ames, K. (1996): Archaeology, Style, and the Theory of Coevolution. En: Maschner, H. (Ed.) Darwinian Archaeologies (pp.: 109-131). Plenum Press, Nueva York.

Boyd, R. y Richerson, P. (1985): Culture and the Evolutionary Process. University of Chicago Press, Chicago.

Boyd, R. y Richerson, P. (1988): An evolutionary model of social learning: the effects of spatial and temporal variation. En: Zentall y Galef (Eds.) Social Learning: Psychological and Biological Perspectives (pp.: 29-48). Lawrence Erlbaum, Hillsdale, New Jersey.

Boyd, R. y Richerson, P. (2001): Built For Speed, Not for Comfort: Darwinian Theory and Human Culture. En "History and Philosophy of the Life Sciences (23): 423-463.

Cavalli-Sforza, L. y Feldman, M. (1981): Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach. Princeton University Press, Princeton.

Cavalli-Sforza, L., Feldman, M., Chen, K. y Dornbusch, S. (1982): Theory and observation in cultural transmission. Science, 218 (4567): 19-27.

Durham, W. (1991): Coevolution: Genes, Culture, and Human Diversity. Stanford University Press, Stanford.

Fuentes, A. (2010): The New Biological Anthropology: Bringing Washburn's New Physical Anthropology into 2010 and Beyond – The 2008 AAPA Luncheon Lecture. Yearbook of Physical Anthropology, Wiley Online Library, 53: 2-12.

Henrich, J. y Boyd, R. (2001): Why people punish defectors: conformist transmission stabilizes costly enforcement of norms in cooperative dilemmas. Journal of Theoretical Biology, 208: 79-89.

Gerbault, P., Liebert, A., Itan, Y., *et al.* (2011). Evolution of lactase persistence: an example of human niche construction. Phil Trans R Soc B., 366: 863-877.

Henrich, J. y Gil-White, F. (2001): The evolution of prestige: freely conferred deference as a mechanism for enhancing the benefits of cultural transmission. Evolution and Human Behavior, 22: 165-196.

Henrich, J. y McElreath, R. (2003). The Evolution of Cultural Evolution. Evolutionary Anthropology (12): 123-135.

Herrmann, F., Call, J., Hernández-Lloreda, M., Hare, B. y Tomasello, M. (2010): The structure of individual differences in the cognitive abilities of children and chimpanzees. Psychological Science, 21: 102-110.

Laland, K., Odling-Smee, F. y Feldman, M. (2000): Niche construction, biological evolution, and cultural change. Behavioral and Brain Sciences, 23: 131-175.

Lewontin, R. (1983): Gene, organism, and environment. En Bendall, D. (Ed.) Evolution from Molecules to Men. Cambridge University Press, pp. 273–285.

Rendel, L., Fogarty, L., Hoppitt, W., Morgan, T., Webster, M. y Laland, K. (2011). Cognitive culture:

theoretical and empirical insights into social learning strategies. Trends in Cognitive Sciences, 15 (2): 68-76.

Richerson, P. y Boyd, R. (2005): Not by Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution. University of Chicago Press, Chicago.

Richerson, P., Boyd, R. y Henrich, J. (2010): Gene-culture coevolution in the age of genomics. Proceedings of the National Academy of Sciences. 107(2): 8985-8992.

Smith, E. A. (1999). Three Styles in the Evolutionary Analysis of Human Behavior. En Lee Cronk, Napoleon Chagnon y William Irons "Adaptation and Human Behavior: An Anthropological Perspective". Nueva York, Aldine de Gruyter: 27-48.

Tomasello, M. (1999): The Cultural Origins of Human Cognition. Harvard University Press, Cambridge.

CAPÍTULO 21. LA EVOLUCIÓN EN POBLACIONES AMERICANAS.

MÓNICA SANS[1]

[1] Universidad de la República, Uruguay. mbsans@gmail.com

1. INTRODUCCIÓN.

Las poblaciones Americanas actuales son la consecuencia de un proceso que comenzó hace 15.000-18.000 años. Además de los procesos microevolutivos experimentados por las poblaciones iniciales ("pueblos originarios") llegadas desde el noreste de Asia, a partir de la conquista europea y durante más de 500 años se llevó a cabo un complejo proceso de mezcla poblacional en el cual intervinieron conquistadores, colonizadores, inmigrantes, fundamentalmente de Europa, y esclavos africanos. Se discute actualmente la presunta homogeneidad de los pueblos originarios, pero más allá de esto, parece claro que el largo proceso microevolutivo en América modificó sus características, diferenciando las poblaciones por efecto de deriva genética, adaptación ambiental, nuevas mutaciones y otros factores. Tampoco eran homogéneas las otras poblaciones que participaron posteriormente en el poblamiento de América: por ejemplo, el origen de los europeos difiere, especialmente si se considera América Latina o América Anglosajona, al igual que el de los africanos, relacionado al momento del tráfico, la nacionalidad del traficante de esclavos y los poderes imperiales (Thomas, 1998). Actualmente, las distintas poblaciones de América reflejan esos orígenes complejos, las poblaciones urbanizadas poseen fundamentalmente una composición tri-híbrida –americana, africana y europea, mientras que escasos grupos se mantienen relativamente aislados, tanto de indígenas como de afrodescendientes fugados o libertos, o aún, de descendientes de europeos cohesionados por factores religiosos u otros.

En este capítulo se expondrán algunas características de los participantes en el proceso poblacional de América, siempre dentro del contexto de la antropología biológica. Asimismo, se analizarán los aspectos fundamentales del mestizaje en el continente. Dentro de este último tema, se desarrollarán brevemente los distintos tipos de "marcadores genéticos" así como los principales métodos de estimación de los aportes poblacionales (grados de mezclas poblacionales).

2. LAS POBLACIONES.

a. INDÍGENAS

En el momento de la conquista, aproximadamente 44 millones de indígenas poblaban América (Crawford, 1992). La distribución en el Continente era muy heterogénea ya que existían regiones densamente pobladas, como Mesoamérica y la región andina, y otras con escasa densidad poblacional, como la Pampa-Patagonia. De acuerdo con Salzano & Callegari-Jacques (1988) se pueden identificar tres fases, marcadas éstas por aspectos socioeconómicos con impacto sobre los procesos microevolutivos: la fase A, de cazadores y recolectores con agricultura incipiente, básicamente nómadas, con natalidad y mortalidad medias y una deriva genética escasa; la fase B, de agricultores y pescadores, con alta natalidad y mortalidad, deriva genética alta, debido al aislamiento y escaso flujo génico, y la fase C, de pastores o habitantes de centros urbanos densamente poblados, con natalidad y mortalidad medias,y una escasa deriva genética dado el tamaño demográfico del grupo y flujo génico medio. Estas características influyeron en las transformaciones ocurridas después de la conquista, en particular, en la disminución de la población indígena. Con relación a esta última observación se han postulado varias hipótesis, tales como hechos violentos, trabajos forzados o baja intencional de la natalidad. Sin embargo, Pereña (1992) quien realiza una exhaustiva revisión del tema, atribuye como causa principal de esa disminución a las epidemias. Se debe destacar que muchas de las enfermedades infecciosas que existían en Europa en el momento de la conquista (viruela, gripe, sarampión, rubéola, paperas) no eran conocidas en América, por lo cual su efecto habría sido devastador por la falta de resistencia inmune y el desconocimiento de cómo tratarlas. Por ejemplo, la viruela, causada por un *poxvirus* denominado Variola, habría aparecido en América en 1507 en La Hispaniola (actual República Dominicana); entre 1515 y 1516 alcanza la costa maya y, poco después, se propaga por el Caribe y México, estimándose que murieron la mitad de los indígenas de esa región. Poco después (1524-1527) y antes de la llegada de los españoles, el virus llega a Perú, estimándose que unos 200.000 indígenas murieron. En consecuencia, durante el siglo XVI, la viruela pudo causar estragos, especialmente, en las regiones más densamente pobladas donde los contagios facilitarán la dispersión del virus (Pereña, 1992). Además de las epidemias, otro proceso fue fundamental en la disminución de la población indígena: el mestizaje. Señala Pereña: “más que de una extinción del indio hay que hablar de una absorción del indio” (1992: p. 372).

En cuanto a las característica genéticas de las poblaciones americanas se debe mencionar que la homogeneidad planteada por muchos genetistas en las décadas de 1980-1990, ideas previas como la de *American Homotype (*Hrdlicka, 1912) y, aún antes, el concepto de Antonio de Ulloa en el siglo XVIII: “Quien ha visto un indio (…) puede decir que los ha visto todos en quanto a color y contextura” han sido contestadas, en la actualidad. Los estudios recientes muestran un panorama

distinto, caracterizado por una mayor heterogeneidad de las poblaciones fundadoras unida a procesos de microevolución local y regional. Como concluyen Salzano & Callegari-Jacques (2006), si bien el proceso de colonización puede haber conducido a la pérdida de parte de la variación genética, las diferencias encontradas entre las poblaciones indígenas americanas (por ejemplo, entre Mayas y Suruí o Karitiana) es dos veces mayor a la encontrada entre Mayas y Yoruba de África.

b. AFRICANOS.

La llegada de africanos al continente americano se debe mayoritariamente al tráfico de esclavos, que comenzó tempranamente durante la conquista. En 1501 ya había esclavos africanos en La Hispaniola. En 1518, la Corona Española otorgó la primera licencia para la importación de esclavos africanos a un barco español y fue secundada por las otras potencias europeas colonizadoras. El tráfico continuó hasta mediados del siglo XIX, siendo prohibido a comienzos de ese siglo. Su auge ocurrió, en general, durante el siglo XVIII pero en algunos países como Cuba y Brasil, el flujo de esclavos africanos en el siglo XIX fue incluso mayor que en el siglo anterior (Moreno Fraginals, 1977; Klein, 1986).

Hay dos aspectos de interés para considerar la diversidad de los africanos y posterior mestizaje: su origen y su tamaño numérico. En relación con el origen, debe tenerse en cuenta tanto el momento del tráfico como la nacionalidad de los traficantes de esclavos, aspectos éstos interrelacionados ya que los esclavistas frecuentemente obtenían esclavos en las colonias africanas de su propio país (por ejemplo, los portugueses en Angola, Guinea portuguesa y el Congo; los ingleses en Sierra Leona, Gambia, Ghana y Nigeria). Sin embargo, hay varias dificultades para determinar el origen, ya que los robos en alta mar eran frecuentes y los esclavos podían pasar de un traficante a otro; también, el lugar de captura en África podía ser lejano al puerto de embarque, en especial, hacia finales del tráfico cuando deberán internarse cada vez más en el Continente e ir hacia el sur y la costa del Océano Indico. Rout (1976) señala que los esclavos que llegaron a América Latina procedían de las siguientes regiones, ordenadas cronológicamente: Alta Guinea (Senegal, Guinea, Guinea-Bissau, Sierra Leona, oeste de Mali, Liberia), Baja Guinea (Ghana, Togo, Benin, Nigeria, norte de Camerún), Río Congo y Angola (Gabón, Congo, Angola, región de donde provienen la mayor parte de los africanos) y, finalmente, Mozambique, en la costa este africana. Estas regiones son también, con leves diferencias, las que proveyeron de esclavos a los Estados Unidos (Adams & Ward, 1973).

Por otro lado, al igual que sucede con los indígenas, estimar cuántos africanos entraron a América es complejo por dos razones principales: la mortalidad durante la travesía, que implica que el número de esclavos embarcados en África no coincida con los que llegaron a América, y, fundamentalmente, el tráfico ilegal. Para el total del continente, las cifras varían entre 9.000.000 y 12.000.000, distribuidos en su mayoría en el Caribe (3.800.000) y Brasil (3.600.000) (Curtin, 1969;

Conrad, 1986). En este contexto, Barton (1967) estimó que 15.000.000 salieron de África, pero debe considerarse la mortalidad en los barcos, mayor al inicio y con una tasa media de mortalidad del 12.5%, debido al hacinamiento, contagio, mala nutrición y otras causas (Meltzer, 1993).

En América, las condiciones fueron duras, en especial, en plantaciones con monocultivo, donde la esperanza de vida media era entre los 20 y 29 años. La natalidad fue relativamente baja ya que al comienzo del tráfico no era propiciada por los amos. Era más rentable comprar otro esclavo que el tiempo y el coste que suponía criar un niño, sumado al bajo rendimiento de la madre en algunos períodos (Moreno Fraginals, 1977). Posteriormente, al disminuir el tráfico, la natalidad aumentó, con valores de entre 5 y 7 hijos por mujer (p. e. en Barbados), pero la mortalidad continuó siendo alta (Corruccini et al., 1982). Entre 1833 y 1864 en Gowrie, una plantación de arroz de Georgia (Estados Unidos) alrededor del 89% de los niños moría antes de los 15 años, aunque las condiciones en otras plantaciones no era tan extremas (Dusinberre, 1996).

Los distintos orígenes y características convergen en que no exista homogeneidad en las características biológicas y culturales de los africanos que fueron traídos al continente americano, máxime si se considera que es en África donde se encuentra la mayor diversidad genética humana, como así lo revelan estudios en autosomas (Nei & Roychoudhury, 1974; Jin et al., 2000; Ayub et al., 2003), ADN mitocondrial (ADNmt) y en la región no-recombinante del cromosoma Y (NRY) (Badro et al., 2013). También los estudios sobre hemoglobinopatías han aportado datos en esa dirección. La hemoglobina S (la Hb siclémica) además de ser ejemplo de una ventaja selectiva clara de los heterozigotos, presenta distintos haplotipos (Bantú, Benín, Senegal, Camerún) cuya presencia en América demuestra la diversidad de sus orígenes (Fong et al., 2013; Da Luz et al., 2010).

Un último punto, aunque discutible, es la desproporción por sexo de los africanos, en general, a favor del sexo masculino, aunque con el paso del tiempo se produce un aumento paulatino de las mujeres. Este fenómeno también varía según el puerto de embarque: de la zona de la Alta Guinea provenían mayoritariamente hombres (75%), mientras que del Golfo de Biafra, la proporción de mujeres fue mayor (Horn & Morgan, 2005). En las plantaciones, generalmente predominaban los esclavos hombres sobre las mujeres. Esa tendencia llega a igualarse hacia mediados del siglo XIX, por ejemplo, en las plantaciones de Cuba entre 1746-1790, aproximadamente un 90% de los africanos eran varones, mientras que entre 1845-1868 desciende al 60% (Moreno Fraginals, 1977). Fuera de las plantaciones de azúcar y café la situación es diferente: en Montevideo (Uruguay), donde las actividades laborales se relacionaban generalmente con el trabajo doméstico, los esclavos varones representaron ~54% en 1805 y ~44% en 1819 (Frega et al., 2004). La desproporción por sexos así

como las características genéticas, representan dos variables de gran interés en el proceso de mestizaje, como se verá más adelante.

c. EUROPEOS

En relación con los aportes europeos, si bien aparentemente existe mayor información, se desconocen todavía muchos aspectos. Como señala la investigadora norteamericana McAdoo (1993), refiriéndose a los inmigrantes que poblaron Estados Unidos, el conocimiento de las oleadas de pobladores que llegaron a esas costas es una porción de la historia que a menudo se esconde porque avergüenza a los americanos, una observación que podría ser aplicada a cualquier lugar de América.

Entre 1500-1820 cruzaron el Océano Atlántico 2.6 millones de europeos, una cifra muy baja si se compara con los 8.75 millones de africanos que llegaron en ese mismo período (Horn & Morgan, 2005). El proceso migratorio es muy complejo e involucra a individuos y poblaciones muy heterogéneas tanto a su origen geográfico, época y motivos asociados a las migraciones (fundamentalmente económicos pero también políticos y religiosos). De acuerdo con Rosenblat (1954), en 1539 había en América Latina 140.000 personas clasificadas como "blancas" (europeos y criollos descendientes de ellos), una cifra menor a la de los otros grupos (indígenas, "negros", y mestizos más mulatos). En 1825, la cantidad de europeos (13.470.000) supera con mucho al resto de poblaciones migrantes en América. Este hecho es mucho más notorio hacia mediados del siglo XX (221 millones de un total de 326 millones). En los siglos XVI y XVII llegaron alrededor de 450.000 inmigrantes españoles (Chaunu, 1987) y ese flujo continua en el tiempo hasta alcanzar casi los 5 millones distribuidos mayoritariamente en Argentina y Brasil, y en menor cantidad, en Uruguay, Estados Unidos y Cuba. Varios millones de alemanes se asientan principalmente en Estados Unidos, y también en Brasil, Argentina y Chile. Más de 10 millones de italianos, emigran hacia Estados Unidos, Argentina, y Brasil; alrededor de 4,5 millones de ingleses lo hacen a Estados Unidos y Canadá y más de cuatro millones de irlandeses (varias fuentes reunidas en http://es.wikipedia.org/wiki/Emigraci%C3%B3n_europea).

Existen diferencias entre la inmigración europea a América Latina y aquélla al norte de México (es decir, excluidas las regiones donde se instalan emigrantes ibéricos y franceses) las cuales repercuten en el proceso de mestizaje. No solo varía el origen de los inmigrantes (predominantemente España y Portugal en la primera, y Gran Bretaña y algunos países del centro-este de Europa en la segunda) sino también la religión y las características de los inmigrantes: en América Latina la gran mayoría de los inmigrantes europeos eran solo varones (en la primera mitad del siglo XVI las mujeres representaban el 5% de los españoles que viajaban a América, y comenzado el siglo XIX esa cifra representaba el 10%). El desequilibrio en la proporción de sexos que conlleva el proceso migratorio, al igual que ocurre con los africanos, repercutirá en el mestizaje. Ello favorecerá las uniones mixtas, unido a que, para los

católicos, los indígenas debían ser evangelizados para evitar barreras de integración en las sociedades criollas. Por el contrario, entre los anglosajones, la base religiosa y moral del puritanismo motivó que la conquista de América del Norte fuera hecha básicamente por familias, movidos por la idea de que las culturas nativas eran obra del diablo, estando prohibidas las uniones con ellos (Barton 1967).

3. EL PROCESO DE MESTIZAJE EN AMERICA

Con el inicio de la conquista comenzó el proceso de mestizaje. Después del primer viaje de Cristóbal Colón, los 39 hombres que quedaron en La Hispaniola se relacionaron sexualmente con las mujeres de la isla (Mörner, 1967). En la actualidad, es posible establecer hasta 21 generaciones de mestizaje, dependiendo de la región. Wang et al., (2008) señalan que la cantidad de generaciones varía ente 6 y 14, cifra que parece algo baja aun considerándose la exclusión del Caribe. Por ejemplo, en Saguenay (Quebec) Heyer et al. (1997) identifican hasta 19 generaciones partiendo de una fecha tardía como 1608.

El inicio del mestizaje en la América española ocurre entre hombres europeos (conquistadores) y mujeres indígenas; ya en la siguiente generación, también los criollos nacidos de esas uniones se mezclarán con mujeres indígenas, y las mujeres criollas se incorporarán al proceso en eventos de mestizaje que continuaron hasta la actualidad. Más compleja es la participación de los africanos puesto que si bien comienzan a llegar a América a comienzos del siglo XVI, su estatus legal ralentiza (pero no impide) las uniones mixtas, no aceptadas por la sociedad criolla. Sin embargo, después de obtenida la libertad y, con dinero, existían varías vías de “blanqueamiento”. En Brasil, el proceso de mestizaje entre varón portugués y mujer indígena, propiciado por las autoridades portuguesas, comienza temprano (Freyre 1933). Por ejemplo, el Marqués de Pombal, Primer Ministro de Portugal a mediados del siglo XVIII, daba iguales privilegios a los mestizos que a los descendientes de portugueses.

En la actualidad, todas las poblaciones cosmopolitas e incluso gran parte de las poblaciones “aisladas” (indígenas, de afrodescendientes, o colonias europeas) presentan cierto grado de mestizaje. El mestizaje tiene dos características casi constantes: la participación de los tres grupos poblacionales ya mencionados, aunque con aportes desiguales, y notorias diferencias entre aportes cuando se analizan la proporción de varones y mujeres en el grado de mezcla. Este escenario se observa claramente al comparar datos de marcadores heredados biparentalmente (autosómicos) y uniparentalmente de herencia materna y de herencia paterna (Sans, 2000, Salzano & Sans, 2014).

A continuación se presentan datos y resultados sobre las contribuciones genéticas estimadas de europeos, indígenas y africanos para distintas poblaciones de América. La elección es, en parte,

arbitraria, aunque, en general se pretendió, cuando había varias estimaciones, considerar las basadas en mayor número de individuos y/o mayor número de sistemas genéticos o mutaciones analizadas. Cuando existían, datos de distintas regiones de un país, se ha intentado cubrir la mayor extensión evitando superposiciones.

La Tabla 1 presenta una visión general de los aportes poblacionales en los distintos países o regiones (Brasil). Para Estados Unidos y Canadá los datos son escasos, ya que en su mayoría las fuentes de información son referidas a grupos poblacionales particulares (hispanos, afrodescendientes, canadienses de origen francés) por lo cual no están incluidos en esta Tabla.

El primer resultado que se puede señalar es que todas las poblaciones, en mayor o menor grado, son tri-híbridas. Sin embargo, hay cierta coincidencia con observaciones generales acerca de los aportes regionales, tal como han sido planteados por diversos autores. Por ejemplo, Ribeiro (1969) plantea para las Américas tres “configuraciones histórico-culturales”: “pueblos testimonio” (donde prima la matriz indígena), “pueblos nuevos” (de raíz tri-híbrida con un marcado aporte africano), y “pueblos transplantados” (básicamente, de descendientes de europeos). El aporte europeo es mayor en Uruguay (84%), considerado “pueblo transplantado” mientras que en Argentina, en la misma categoría, el aporte indígena es elevado. Los países del Pacífico son los que presentan mayor aporte indígena, aunque los valores varían desde el 56% (México) al 88% (Bolivia). Llama la atención el alto aporte indígena estimado en Nicaragua y el alto aporte europeo en Puerto Rico, países que corresponden según la clasificación mencionada, a “pueblo testimonio” y “pueblo nuevo”, respectivamente. Panamá, de acuerdo con los datos presentados, posee la población con contribuciones más similares de los tres orígenes.

La Tabla 2 complementa la primera, con datos para poblaciones cosmopolitas o regiones dentro de los países de América. En este caso, se pueden apreciar diferencias notorias tanto entre datos de poblaciones de un mismo país, como con los datos del país mostrados anteriormente. La información es irregular y corresponde en algunos casos a sectores de la población. Por ejemplo en Brasil, al igual que en Estados Unidos, la población aparece muchas veces separada en “blanca” (o eurodescendiente) y “negra” (afrodescendiente), por lo cual no es posible tener una idea general del grado de mestizaje. Se ha tratado de evitar el efecto de esa sectorización priorizando los datos generales.

Tabla 1: Aportes poblacionales en países de América.

Países	N	Marcadores	% Contribuciones Genéticas			Referencias
			Europeo	Indígena	Africano	
Argentina	441	99 AIMs	65	31	4	Avena et al 2012
Bolivia	28	815.377 SNPs	12	88	0	Watkins et al 2012
Brasil (N)	203	40 AIMs	70	11	19	Pena et al., 2011
Brasil (NE)	82	40 AIMs	61	30	9	Pena et al., 2011
Brasil (S)	189	40 AIMs	78	13	9	Pena et al., 2011
Colombia	3618	13 STRs	46	34	20	Godinho et al., 2008
Costa Rica	2196	11 sistemas clásicos	61	30	9	Morera et al., 2003
Chile	368	13 STRs	42	52	6	Godinho, 2008
República Dominicana	100	610,000 SNPs	51	7	42	Bryc et al., 2010
Ecuador	317	13 STRs	31	65	4	Godinho et al 2008
El Salvador	296	13 STRs	15	75	10	Godinho et al., 2008
México	300	1814 AIMs	42	56	2	Silva-Zolezzi et al., 2009
Nicaragua	165	15 STRs	69	11	20	Núñez et al., 2010
Panamá	4202	2 sistemas clásicos	25	36	39	Arias et al., 2002
Perú	100	13 STRs	15	73	12	Godinho, 2008
Puerto Rico	642	93 AIMs	64	15	21	Via et al., 2011
Uruguay	85	5 *polymarkers*	84	10	6	Hidalgo et al., 2005
Venezuela	1395	13 STRs	61	23	16	Godinho et al., 2008

Tabla 2: Aportes poblacionales en ciudades cosmopolitas y algunas regiones de América

Región Geográfica	N	Marcadores	% Contribuciones Genéticas			Referencias
			Europeo	Indígena	Africano	
Argentina						
Buenos Aires (C-Sur)	168	99 AIMs	79	19	4	Avena et al., 2012
La Plata (C-Sur)	87	5 sistemas	68	26	6	Martínez-Marignac et al., 2004
Tucumán (N)	418	HLA A,B	67	24	9	Alfaro et al., 2005
Catamarca (N)	14	678 STRs	53	44	3	Wang et al., 2008
Mar del Plata (S)	180	15 STRs	77	22	1	Parolín et al., 2013
Corrientes (NE)	21	24 SNPs	77	18	5	Corach et al., 2010
Bolivia						
La Paz	105	46 AIMs	13	86	1	Heinz et al., 2013
Chuquisaca	73	46 AIMs	21	77	2	Heinz et al., 2013
Brasil						
Belém (N)	196	48 AIMs	54	31	15	Santos et al., 2010
Maceió (NE)	598	9 STRs	56	27	17	Ferreira da Silva et al., 2002
Brasilia (C)	200	28 AIMs	77	14	9	Lins et al., 2011
Belo Horizonte (SE)	234	11 STRs	65	1	34	Scliar et al., 2009
Sao Paulo (SE)	294	15 STRs	52	14	34	São-Bento et al., 2008
Porto Alegre (S)	104	9 STRs	86	11	3	Leite et al., 2003
Canadá						
Quebec	205	GWAS***	98	2	0	Moreau et al., 2013
Colombia						

Antioquia (NW)	40	11 AIMs	50	45	5	Rojas et al., 2010
Choco	161	11 AIMs	46	45	9	Rojas et al., 2010
Cauca (W)	306	34 SNPs	48	41	11	Córdoba et al., 2012
Boyacá-Cundinamarca (C)	80	52 SNPs	42	38	20	Ibarra et al., 2014
Caldas Manizales (C)	193	11 AIMs	59	37	4	Rojas et al., 2010
Nariño (SW)	206	11 AIMs	32	65	3	Rojas et al., 2010
Costa Rica						
Guanacaste (NE)	1301	27,904 SNPs	43	38	15	Wang et al., 2010
Chorotega (NW)	451	11 sist clasicos	51	35	14	Morera et al., 2003
San José (C)	1311	11 sist clasicos	65	28	7	Morera et al., 2003
Cuba						
La Habana y Matanzas (NW)	584	60 AIMs	81	3	16	Teruel et al., 2011
Ecuador						
Quito	42	49 AIMs	29	71	0	Poulsen et al., 2011
Estados Unidos						
Filadelfia eurodesc. (NE)	207	1509 AIMs	96	1	3	Stefflova et al., 2009
Hispanos	147	24 SNPs	61	15	12	Lao et al., 2010
México						
Nuevo León (N)	100	74 AIMs	38	56	6	Martinez-Fierro et al., 2009
Chihuahua(N)	161	13 STRs	50	38	12	Rubi-Castellanos et al., 2009
Ciudad de Méxic (C)	1310	446 AIMs	32	64	4	Galanter et al., 2012

Veracruz (C)	60	1814 AIMs	36	62	2	Silva-Zolezzi et al., 2009
Yucatán (S)	262	13 STRs	19	70	11	Rubi-Castellanos et al., 2009
Panamá						
Ciudad de Panamá (C)	597	2 sist. clásicos	17	26	57	Arias et al., 2002
Colon (C)	146	2 sist. clásicos	6	25	69	Arias et al., 2002
Chiriquí (W)	1312	2 sist. clásicos	44	51	5	Arias et al., 2002
Perú						
Lima (C-W)	300	106 AIMs	21	75	4	Pereira et al., 2012*
Puerto Rico						
San Juan (NE)	141	99 AIMs	70	11	19	Avena et al., 2013
Uruguay						
Montevideo (S)	496	10 sist. clásicos	92	1	7	Sans et al., 1997
Tacuarembó (NE)	127	22 sist. clásicos	65	20	15	Sans et al., 1997
Cerro Largo (NE)	146	18 sist. clásicos	82	8	10	Sans et al., 2006
Venezuela						
Churuguara (N)	60	varios sistemas**	52	20	28	Loyo et al., 2004
Caracas (N)	110	varios sistemas**	42	36	21	promediado de Martínez et al.,2007
Isla de Toas (NW)	232	4 STRs	63	26	11	Zabala Fernandez et al., 2005
Maracaibo (N)	246	4 STRs	73	23	4	Zabala Fernandez et al., 2005

** Valores aproximados; ** incluyen STRs, un VNTR, marcadores clásicos; *** no aclara SNPs*
C: Centro, W: oeste, N: norte, S: sur, E: este; GWAS: Genome Wide Association Studies

Es de interés comparar los datos de cada país ya que existen diferencias notorias: por ejemplo, en Uruguay el aporte indígena varía de 1 a 20%, este último valor contradice el modelo de "pueblo transplantado" ya mencionado; más claro aún es Argentina con aportes indígenas del 18 al 44%. También debe destacarse que en México, el aporte africano varía del 2 al 12%, mientras que en Venezuela, del 4 al 28% y, en Colombia, del 3 al 20%, estos dos últimos clasificados como "pueblos nuevos" contrariamente a México ("pueblo testimonio"). En cuanto al aporte europeo, varía del 52 al 86% en Brasil y del 32 al 59% en Colombia, con varios valores cercanos al 50%. El caso más extremo de diferencias intra-país es el de Panamá, con aportes europeos entre el 6 y el 44% y africanos entre el 5 y el 69%, si bien debe tomarse en cuenta que estas estimaciones se basan solo en dos sistemas sanguíneos (ABO y RH) lo cual amplía el margen de error. Las dos regiones de Bolivia consideradas presentan el mayor aporte indígena. Las poblaciones de Québec (Canadá), Filadelfia (Estados Unidos), -aunque el dato corresponde solamente a eurodescendientes- y Montevideo (Uruguay), presentan el mayor aporte europeo. El centro de Panamá y localidades del sudeste de Brasil se caracterizan por el mayor aporte africano.

Las contribuciones observadas permiten un panorama general de las ciudades y regiones más pobladas de América, aunque aportan poco acerca del proceso de integración de las poblaciones. En este sentido, los sistemas de herencia uniparental agregan información ya que permiten visualizar las historias "maternas" y "paternas", no necesariamente similares pero si complementarias. La Tabla 3 presenta algunos datos de ADNmt para analizar linajes maternos, de NRY para linajes paternos, y también datos de herencia biparental (autosómica) para facilitar las comparaciones. Debe mencionarse que no se espera que los aportes biparentales sean intermedios entre los otros dos, ya que dependerá de las uniones en cada generación. Por ejemplo, la primera generación de mezcla de mujeres indígenas y hombres europeos tendrá 100% de linajes maternos indígenas, 100% de linajes paternos europeos, y 50% de cada origen en el análisis biparental. Los datos están ordenados en dos grupos: poblaciones cosmopolitas o subsectores de descendientes europeos por una parte, y poblaciones o sectores de descendientes africanos por otra.

Tabla 3. Poblaciones cosmopolitas (mestizos o euro-descendientes)

% Aportes

Población	N*	ADN mitocondrial.,**			Autosomas**			Cromosoma Y**			Referencias
		Europeo	Nativo	Africano	Europeo	Nativo	Africano	Europeo	Nativo	Africano	
Euro-americanos de Filadelfia, EEUU	204	97	0	1	96	1	3	98	1	1	Stefflova et al., 2009
"Eurodesc."Tennesse,Ohio,Florida EEUU	245	97	1	1	93	3	3	95	1	3	Lao et al., 2010
Hispanos EEUU	127	24	49	16	61	15	12	69	8	21	Lao et al., 2010
México (general.,)	742	5	93	2	42	56	2				Martínez Cortés et al., 2013; Silva Zolezzi et al., 2009
Nicaragua	165	3	90	7	69	11	20	67	14	19	Núñez et al., 2010
Cuba O	120	24	27	49				81	0	19	Mendizabal., et al., 2008
Cuba Ctro.	39	20	49	31				96	0	4	Mendizabal., et al., 2008
Cuba E	86	19	35	46				68	0	32	Mendizabal., et al., 2008
Antioquia, Colombia	80	5	90	5				88	2	10	Rojas et al., 2010

Caldas, Colombia	193	0	98	2				88	2	10	Rojas et al., 2010
Total., "mestizos", Colombia	1332	1	90	6				72	12	16	Rojas et al., 2010
Venezuela (promedio Caribe)	615	19	61	20				89	2	8	Castro de Guerra et al., 2011
Euro-venezolanos	131	59	20	22				100	0	0	Castro de Guerra et al., 2011
Venezuela urbanos (Caribe)	414	9	19	72				84	3	13	Castro de Guerra et al., 2011
Bolivia (general.,)	28	0	100	0				39	61	0	Scott-Watkins et al., 2012
"Blancos", N Brasil	48	31	54	15	53	44	3	98	0	2	compilado por Guerreiro-Junior et al., 2009
"Blancos", NE Brasil	50	34	22	4	72	5	23	96	0	4	Compilado por Guerreiro-Junior et al., 2009
"Blancos" SE Brasil	492	25	28	46	57	14	28				Cardena et al., 2013
"Blancos" P. Alegre Brasil	203	69	21	10				99	0	1	Guerreiro-Junior et al., 2009
Tacuarembó Uruguay	127		62		65	20	15				Sans et al., 1997, Bonilla et al., 2004
Cerro Largo Uruguay	146	49	30	21	82	8	10				Sans et al., 2006
Argentina NE	61	31	67	2	79	17	4	96	2	2	Corach et al., 2010

Argentina Central	153	53	46	1	81	15	4	94	5	1	Corach et al., 2010
Argentina S	32	28	66	3	68	28	4	87	11	2	Corach et al., 2010
Tennesee, Ohio,Florida, EEUU	246	5	0	93	10	2	86	30	0	70	Lao et al., 2010
Filadelfia, EEUU	217	10	1	87	24	2	74	31	1	68	Stefflova et al., 2009
Caribe (varias islas)	501	4	5	91				32	1	68	Benn torres et al., 2007
Afro-Chocó, Colombia	47	0	47	53				66	5	29	Rojas et al., 2010
Venezuela (Caribe)	70	1	62	37				83	2	15	Castro de Guerra et al., 2011
Amazonia, Brasil	300	1	50	47	41	5	54	34	7	42	Pal.,ha et al., 2011
Brasil N	270	3	40	57	25	42	33				compilado por Guerreiro et al., 2009
Brasil NE	89	21	10	69	38	7	55	34	2	64	compilado por Guerreiro et al., 2009
Porto Alegre, Brasil	54	5	16	79				56	6	38	Guerreiro-Junior et al., 2009
Melo, Uruguay	41	19	29	52	38	15	47	64	6	30	Sans et al., 2002

En las poblaciones cosmopolitas y en descendientes de europeos, las diferencias en el aporte indígena materno y paterno (o entre materno y autosómico) son claras y, en todos los casos, muestran una mayor frecuencia de uniones entre mujeres indígenas y hombres europeos, es decir, existe una "dirección" de las uniones según grupo étnico, evidenciando lo señalado por Mörner (1969): la conquista de América fue la conquista de sus mujeres. Estados Unidos parece escapar a este fenómeno pero se debe fundamentalmente a la escasez de aportes no-europeos en las poblaciones consideradas. El ejemplo más extremo es el de la provincia de Caldas (Colombia), donde el 98% de los linajes maternos son indígenas, mientras que únicamente el 2% corresponde a linajes paternos (calculado a partir de datos Rojas et al., 2010). Más complejo es el análisis del aporte africano en estas poblaciones, aunque en general se advierte el mismo sentido de las uniones: mujer africana/hombre europeo.

En los datos de poblaciones o sectores de afro-descendientes incluidos al final de la Tabla 3 se observa la misma tendencia que en poblaciones cosmopolitas: la unión de mujeres africanas y hombres europeos, y en los casos donde hay aporte indígena, también de mujeres indígenas con hombres europeos.

4. RESPONDIENDO PREGUNTAS:

Además del proceso de mestizaje es interesante analizar algunos casos particulares, como por ejemplo, la existencia de continuidad de la población fundadora en la actualidad, las historias locales, y la modificación de historias nacionales o regionales a la luz de los datos genéticos.

a. CONTINUIDAD INDÍGENA

Existen cada vez más ejemplos de linajes antiguos, en particular aquellos basados en el genoma mitocondrial, e identificados en restos humanos prehistóricos de América que continúan en el presente. Esos linajes específicos pueden presentar una amplia distribución en el Continente o una distribución regional. El análisis de secuencias, en diferentes niveles de resolución molecular, permite no solo determinar el origen sino las migraciones dentro del Continente. Para ilustrar este aspecto, hemos seleccionado tres ejemplos representados por los subhaplogrupos mitocondriales D4h3, D1j y C1d. Debe también tenerse en cuenta que muchos linajes antiguos no han persistido hasta la actualidad, como es el caso del D4h3a7, A2ag y A2ah determinados en restos prehistóricos de Canadá (Cui et al., 2013) lo cual evidencia la reducción de la variabilidad inicial en el continente.

i. El subhaplogrupo D4h3

Este linaje mitocondrial fue inicialmente identificado entre los Cayapa de Ecuador, donde presenta una alta frecuencia (Rickards et al., 1999). En 2007, Kemp y colaboradores determinaron que un individuo que vivió hace 10 300 años en *On Your Knees*, en la isla Prince of Wales (Alaska), lo poseía junto con el linaje paterno más común en los indígenas americanos, el Q-M3. La revisión realizada por los autores dio como resultado 47 secuencias de ADNmt similares, en su mayoría en poblaciones actuales, y tres, antiguas, una de ellas en un resto enterrado en un montículo (*mound*) atribuido a la cultura Hopewell, en Illinois (Estados Unidos), datado en 1825 ± 75 años AP (antes del presente), y las otras dos, en individuos históricos de Tierra del Fuego. Perego et al., (2009), basándose en diversas evidencias, propusieron que los portadores del linaje materno D4h3 habrían migrado a lo largo de la costa del Pacífico. Distintos procesos microevolutivos habrían conducido a que la frecuencia más alta del mismo se encuentre actualmente en Ecuador.

ii. Subhaplogrupo D1j

Definido inicialmente por Bodner et al., (2012), el D1j tendría una antigüedad de 13 900 ± 2 900, habiéndose originado en las sierras pampeanas de Argentina donde presenta sus mayores frecuencias (provincias de Santiago del Estero y Córdoba) (García et al., 2012). Actualmente, el D1j se encuentra en Mapuches argentinos, pero no en chilenos; también en varias poblaciones de Argentina, y en baja frecuencia en Bolivia, Uruguay, Brasil, y Perú. Estos patrones espaciales son debidos, posiblemente, a migraciones en tiempos históricos dado que se trata de pocos individuos. Está también presente en un Taíno de República Dominicana y en un dominicano actual, aunque no en otras poblaciones del Caribe, América Central o norte de América del Sur, por lo cual se mantiene su origen en la región central de Argentina. Esto estaría también apoyado por su identificación en restos óseos humanos de Mar Chiquita, Córdoba, datados en 4 525 ± 20 años AP (García et al., 2012).

iii. Subhablogrupo C1d3

El haplogrupo C1d (redefinido por Perego et al., 2010) está distribuido ampliamente por toda América. Figueiro et al., (2011) proponen dos linajes separados, uno de los cuales, el C1d3 (denominación según *mtDNA tree Build 16* (19 Feb 2014), http://www.phylotree.org/) definido por varias mutaciones, fue inicialmente identificado en dos individuos prehistóricos del este del Uruguay enterrados en un mismo montículo. El más antiguo, una mujer, fue datada en 1 610 ± 46 años AP, pero el linaje tendría una antigüedad cercana a la determinada para el C1d, esto es, *ca*. 18 000 años (Perego et al., 2010; Figueiro et al., 2011). Hasta el momento se han identificado siete individuos en la población actual, todos en Uruguay,

sin que se hayan encontrado fuera del Uruguay individuos (antiguos o actuales) que presenten alguna de las mutaciones que caracterizan al citado linaje (Sans et al., 2012). Este hecho hace que se modifique la concepción que prima sobre la prehistoria uruguaya, basada en la alta movilidad de las poblaciones en la región de la cuenca del Plata, ya que se evidencia que la movilidad habría estado limitada a un área restringida.

b. Historias locales

Se tomarán dos ejemplos que muestran diferentes aportes poblacionales: uno, Argentina, relacionado con la migración europea y su integración con indígenas en ambientes diferentes, el otro, se refiere a Venezuela, con "aislados" de afrodescendientes.

i. Jujuy, Argentina

Estudios realizados en la provincia de Jujuy, al norte de Argentina, evidencian diferentes procesos poblacionales. La región se caracteriza por un paisaje muy variado que pasa de la zona baja, de selva y valle, hasta la alta montaña. En la región alta (Quebrada y Puna, por encima de los 2 500 m de altitud) el aporte indígena es del 100% en Puna y del 90% en Quebrada cuando se analiza herencia biparental (inserciones *Alu*), mientras que en el valle (1 200 m de altitud en promedio), el aporte indígena se reduce al 77% con un 16% europeo y 7% africano (Cardoso et al., 2013). De los aportes uniparentales, a distintas altitudes los linajes maternos son 100% (o cerca del 100%) indígenas, mientras que los aportes paternos difieren, representan alrededor de un 28% europeo en la altura y del 72% europeo, en las zonas bajas (el resto, indígena) (Dipierri et al., 1998, Cardoso et al., 2013). Estos resultados muestran distintos procesos: la existencia de uniones direccionales entre hombres europeos y mujeres indígenas, pero también, el escaso flujo génico en zonas altas (fundamentalmente por falta de mujeres europeas) y el escaso acceso de hombres europeos a las regiones más inhóspitas. Gómez-Pérez et al., (2011) concluyen que las diferencias en el ambiente físico redujeron drásticamente el flujo génico poblacional y habrían promovido episodios de deriva genética en las grandes alturas, como puede inferirse de la baja heterozigosidad media en la altura (0.16) cuando se compara con la registrada en el valle (0.35). También se observan diferencias en las secuencias de los haplogrupos mitocondriales que reafirman el gradiente altitudinal y el efecto de la deriva genética en las grandes altitudes (Cardoso et al., 2013).

ii. Ganga y Patanemo, Venezuela

Ganga y Patanemo, son dos poblaciones de afrodescendientes de Venezuela. La primera (con menos de 1000 habitantes) está situada en el estado de Miranda y la segunda (cerca de 2000 habitantes) se encuentra en el estado de Carabobo. Ambas poblaciones fueron estudiadas por Castro de Guerra et al., (1993),

estimándose los aportes poblacionales basados en seis marcadores clásicos. En Ganga, se estimó un 76% africano y un 24% indígena, mientras que en Patanemo, el 53% africano y el13% indígena, agregándose un aporte europeo del 34%. La disparidad observada entre ambas poblaciones es explicada por procesos históricos diferentes: Ganga fue fundada con esclavos fugados mientras que Patanemo lo hizo con libertos ("negros" libres). Resulta claro que en Ganga se evitó el contacto con los europeos, lo cual continuó mucho después de abolida la esclavitud en 1854, siendo el contacto únicamente con los indígenas que habitaban la región. Esta situación no ocurrió en Patanemo.

c. Historia nacional

Por último, es interesante analizar cómo los datos genéticos ayudan a develar historias nacionales, regionales, o personales. Al respecto, se tomará como ejemplo la identidad nacional en el Uruguay. Hasta hace tres décadas ésta se basaba en el exterminio, o genocidio indígena, ocurrido fundamentalmente en la década de 1830, cuando diversas matanzas contra los Charrúas hicieron que éstos desaparecieran como grupo étnico. En 1925, un libro publicado por el Estado señalaba que Uruguay era la "única nación de América que puede hacer la afirmación categórica de que dentro de sus límites territoriales no contiene un solo núcleo que recuerde a su población aborigen" (Ministerio de Instrucción Pública, 1925). Como señala Olivera Chirimini: "tanto al componente indígena como al afrodescendiente se les ha ignorado, ocultado, borrado de la historia rioplatense" (2004:163). A mediados de la década de 1980, coincidentemente con la finalización de la dictadura militar (1973-1985), desde diversos sectores de la población, tanto académicos como de descendientes de indígenas y africanos, y acompañado por datos genéticos que indicaban aportes poblacionales no europeos, comienza el proceso de revisión de la historia nacional. Esta revisión llevó, por ejemplo, a que después de casi 150 años las encuestas y Censos del país incluyeran preguntas sobre "raza" o "grupo étnico". La primera, en 1996-97 (Instituto Nacional de Estadística, 1997), mostró que el 0.4% de la población se autodefinía como indígena o mestiza, pero ya en 2011, un 2.4% de la población consideró que su ancestría principal era indígena y un 4.9% reconoció tener esa ancestría (Instituto Nacional de Estadística, 1997, 2012). Sin embargo, aun admitiendo la reafirmación como "Charrúas" (etnia indígena emblemática del territorio) por algunos descendientes, parece claro que gran parte de la población desconoce su ancestría indígena: el aporte genético indígena es del 10% por herencia biparental y del 34% de los linajes por línea materna (Hidalgo et al., 2005; Pagano et al., 2004), es decir, que al menos un tercio de la población posee ancestros indígenas. Es complejo analizar los motivos de este desconocimiento, pero podrían deberse a décadas de ocultamiento y negación por parte de la historia nacional.

d. Ancestría y Enfermedades

Para finalizar este capítulo, es de interés mencionar la importancia de la ancestría en estudios de diversas enfermedades. Además de las enfermedades genéticas de transmisión mendeliana, que vienen siendo analizadas desde hace décadas, recientemente se ha incorporado la ancestría al análisis de enfermedades complejas, tales como el cáncer. En éstas, el riesgo de padecerlas depende de diversos factores genéticos y ambientales, cada uno con pequeño efecto aditivo. Se ha observado que las poblaciones americanas difieren en frecuencias de riesgo, morbilidad y mortalidad con relación con las europeas y otras del Viejo Mundo. Debido a que son una mezcla de estas poblaciones, sus cromosomas presentan complejas estructuras con segmentos de orígenes diversos, y su análisis (asociación, ligamiento) puede arrojar luz sobre las causas genéticas de las enfermedades. De este modo, las poblaciones americanas pueden ser utilizadas como experimentos naturales para estudios epidemiológicos (Chakraborty & Weiss, 1988).

***Box 1: "¿Qué son los marcadores genéticos?"**: El concepto de "marcador genético" se relaciona con los alelos de sistemas polimórficos (es decir, que tienen más de una variación con frecuencia mayor del 1%). Los alelos segregantes en estos loci polimórficos pueden variar de forma muy significativa entre poblaciones continentales. Dado que las poblaciones híbridas son una mezcla de dos o más poblaciones, es posible estimar los aportes de las poblaciones parentales tomando en cuenta estas diferencias de frecuencias (ver recuadro 2).*

En 1919, Hirszfeld & Hirszfeld detectaron diferencias en la distribución de la frecuencia de los alelos del sistema sanguíneo ABO con relación al origen étnico-racial de los soldados participantes en la primera Guerra Mundial. Posteriormente se determinó que otros muchos sistemas eran también polimórficos, y que las frecuencias de sus alelos variaban de una población a otra. Además de los sistemas sanguíneos eritrocitarios (como el ya mencionado ABO, y otros como el RH, MNSs, Duffy, Diego) son también polimórficos el sistema leucocitario (HLA, Human Leucocyte Antigens) el cual forma parte, a su vez, del Complejo Mayor de Histocompatibilidad (CMH), las proteínas séricas (Albúmina, Transferrina), las enzimas eritrocitarias (Glucosa-6-Fosfato-Deshidrogenasa, Piruvato-Kinasa y otras). Todos estos sistemas obedecen a un tipo de herencia mendeliana simple. Previo al surgimiento de las técnicas moleculares en la década de 1980, esos alelos eran detectados por reacciones serológicas (antígeno-anticuerpo) o por electroforesis, que permitían identificar distintas proteínas. A partir fundamentalmente del desarrollo de la PCR (reacción en cadena de la polimerasa) realizado por Mullis & Faloona (1987), las técnicas de análisis permiten detectar

distintos tipos de variaciones en la secuencia de ADN, sean RFLPs (polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción, identificados a partir del corte con enzimas específicas), SNPs (Single Nucleotide Polymorphisms) o polimorfismos de nucleótido simple, identificados en general por secuenciación, STRs o microsatélites (Short Tandem Repeats) los cuales presentan secuencias nucleotídicas cortas en tándem, o de longitud variable (VNTRs), o aquellos marcadores definidos como inserciones Alu. Además, las variaciones se diferencian según sean de herencia biparental (en los 22 pares de autosomas más el cromosoma X), o de herencia uniparental (NRY y el ADNmt, este último, extracromosómico). En estos últimos casos, dado que no existe recombinación, se puede trazar con relativa facilidad el origen de cada conjunto de mutaciones, determinándose distintos niveles de complejidad: haplotipos, haplogrupo, subhaplogrupo etc. Recientemente, se han definido los AIMs (marcadores individuales de ancestría), esto es, SNPs con gran poder discriminante entre poblaciones (Shriver et al., 1997) habiéndose creado paneles con algunos cientos como el publicado por el consorcio LACE (Galanter et al., 2012).

Box 2 ¿Cómo determinar los aportes poblacionales? *En 1931 Bernstein, a partir de la fórmula [m= (Pm-Pb)/(Pa-Pb)] donde: "m" corresponde a la tasa de aporte de la población migrante, "Pm" es la frecuencia de un alelo en la población mezclada, "Pa" y "Pb" son las frecuencias de ese mismo alelo en las dos poblaciones parentales, estimó por primera vez la introgresión (o flujo) de genes de una población en otra. La aplicación de esta fórmula, restringida a un único alelo y dos poblaciones parentales (inmigrante y receptora), fue después ampliada a tres poblaciones parentales varios sistemas y alelos (Krieger et al., 1965 y otros). Los métodos de estimación posteriores parten de distintos principios, como identidad por descendencia (Chakraborty, 1985), coalescencia (Bertorelle & Excoffier, 1998) o aproximaciones bayesianas (McKeigue et al., 2000). Estos procedimientos intentan buscar resolver algunos de los problemas iniciales tales como la selección de poblaciones parentales y la determinación de las frecuencias de los distintos alelos en estas; los cambios microevolutivos ocurridos por deriva o mutación después de que la mezcla se haya producido, o incluso, la existencia de varios escenarios de mezcla. Los importantes avances producidos en las técnicas moleculares permiten contar con una gran gama de marcadores, y a partir de estos, estimar incluso mezcla individual. El programa STRUCTURE es actualmente el más utilizado, ya que puede aplicarse a distintos tipos de marcadores, permite estimar tanto la mezcla poblacional como la individual, y asigna los individuos a tantas poblaciones como se desee, parentales o híbridas (Pritchard et al., 2000).*

Para relacionar la ancestría con enfermedades complejas se han desarrollado métodos específicos basados tanto en el ligamiento como en estudios de asociación en el genoma completo (GWAS, Genome Wide Association Studies), en ambos casos utilizando una gran cantidad de marcadores (más de 100.000 SNPs). Una alternativa es el mapeo por mezcla (admixture mapping), propuesto por Rife (1954) e implementado mucho más tardíamente. El método se basa en el proceso de flujo génico experimentado por las poblaciones híbridas y la determinación del origen de los segmentos cromosómicos de distinto origen poblacional.

BIBLIOGRAFÍA CITADA.

Alfaro EL, Dipierri JE, Gutierrez NI, Vullo CM 2005. Genetic structure and admixture in urban populations of the Argentine North West. Ann Hum Biol 32:724-737.

Arias et al 2002 Arias TD, Castro E, Ruiz E, Barrantes R , Jorge-Nebert L. 2002. La mezcla racial de la población panameña. Rev Med Panamá 27:5-7.

Avena S, Via M, Pérez-Stable EJ, Gignoux CR, Dejean C, Huntsman S, Torres-Mejía G, Dutil J, Matte JL, Beckman K, Burchard EG, Parolin ML, Goicoechea A, Acreche N, Boquet M, Ríos Part Mdel C, Fernández V, Rey J, Stern MC, Carnese RF, Fejerman L. 2012 Heterogeneity in genetic admixture across different regions of Argentina. PLoS One 7:e34695.

Ayub Q, Mansoor A, Ismail M, Khaliq S, Mohyuddin A, Hameed A, Mazhar K, Rehman S, Siddiqi S, Papaioannou M, Piazza A, Cavalli-Sforza LL, Mehdi SQ. 2003. Reconstruction of human evolutionary tree using polymorphic autosomal microsatellites. Am J Phys Anthropol 122:259-268.

Badro DA, Douaihy B, Haber M, Youhanna SC, Salloum A, Ghassibe-Sabbagh M, Johnsrud B, Khazen G, Matisoo-Smith E, Soria-Hernanz DF, Wells RS, Tyler-Smith C, Platt DE, Zalloua PA; Genographic Consortium. 2013. Y-chromosome and mtDNA genetics reveal significant contrasts in affinities of modern Middle Eastern populations with European and African populations. PLoS One 8:e54616.

Barton M. 1967. Slavery and the New World: Race relations. London: Tavistock.

Benn Torres J, Kittles RA, Stone AC. 2007. Mitochondrial and Y chromosome diversity in the English-speaking Caribbean. Ann Hum Genet 71:782-790.

Bernstein F. 1931. Verteilung der Blutgruppen und ihre anthropologische Bedeutung. En: Gini C, editor. Comit Ital Studio Problemi della Populazione. Roma: Instituto Poligrafico de Stato, p. 227-243.

Bertorelle G, Excoffier L.1998. Inferring admixture proportions from molecular data. Mol Biol Evol 15:1298-1311.

Bodner M, Perego UA, Huber G, Fendt L, Röck AW, Zimmermann B, Olivieri A, Gómez-Carballa A, Lancioni H, Angerhofer N, Bobillo MC, Corach D, Woodward SR, Salas A, Achilli A, Torroni A, Bandelt HJ, Parson W. 2012 Rapid coastal spread of First Americans: Novel insights from South America's Southern Cone mitochondrial genomes. Genome Res 22: 811–820.

Bonilla C, Bertoni B, González S, Cardoso H, Brum-Zorrilla N, Sans M. 2004. Substantial Native American female contribution to the population of Tacuarembó, Uruguay, reveals past episodes of sex-biased gene flow. Am J Hum Biol 16:289-297.

Bryc K, Velez C, Karafet T, Moreno-Estrada A, Reynolds A, Auton A, Hammer M, Bustamante CD, Ostrer H. 2010. Genome-wide patterns of population structure and admixture among Hispanic/Latino populations. Proc Natl Acad Sci USA 107(Suppl 2):8954-8961.

Cardena MMSG, Ribeiro-dos-Santos A, Santos S, Mansur AJ, Pereira AC, Fridman C. 2013. Assessment of the relationship between self-declared ethnicity, mitochondrial haplogroups and genomic ancestry in Brazilian individuals. PLoS One 8:e62005.

Cardoso S, Palencia-Madrid L, Valverde L, Alfonso-Sánchez MA, Gómez-Pérez L, Alfaro E, Bravi CM, Dipierri JE, Peña JA, de Pancorbo MM. 2013. Mitochondrial DNA control region data reveal high prevalence of Native American lineages in Jujuy province, NW Argentina. Forensic Sci Int Genet 7:e52-55.

Castro de Guerra D. 1993. Relación entre polimorfismos genéticos e historia en dos poblaciones negras venezolanas. Bol Soc Esp Antropol Biol 14: 21-29.

Castro de Guerra D, Figuera Pérez C, Izaguirre MH, Arroyo Barahona EA, Rodríguez Larralde A, De Lugo MV. 2011. Gender differences in ancestral contribution and admixture in Venezuelan populations. Hum Biol 83:345-361.

Chakraborty R. 1985. Gene identity in racial hybrids and estimation of admixture rates. In: Neel JB, Ahuja Y, editors. Genetic Microdifferentiation in Man and other Animals. Delhi: Indian Anthropological Association, p.171-180.

Chakraborty R, Weiss KM. 1988. Admixture as a tool for finding linked genes and detecting that difference from allelic association between loci. Proc Natl Acad Sci USA 85:9119-9123.

Chaunu P. 1987. Historia cuantitativa, historia serial. Mexico DF: FCE.

Conrad RE. 1986. World of sorrow: The African slave trade to Brazil. Baton Rouge: Lousiana State Univ. Press.

Corach D, Lao O, Bobillo C, van Der Gaag K, Zuniga S, Vermeulen M, van Duijn K, Goedbloed M, Vallone PM, Parson W, de Knijff P, Kayser M. 2010. Inferring continental ancestry of argentineans from Autosomal, Y-chromosomal and mitochondrial DNA. Ann Hum Genet 74:65–76.

Cordoba et al 2012 Córdoba L, García J, Hoyos LS, Duque C, Rojas W, Carvajal S, Escobar LF, Reyes I, Cajas N, Sánchez A, García F, Bedoya G, Ruiz-Linares A. 2012. Composición genética de una población del suroccidente de Colombia. Rev Col Antropol 48:21-48.

Corruccini RS, Handler JS, Mutaw RJ, Lange FW. 1982. Osteology of a slave burial population from Barbados, West Indies. Am J Phys Anthropol 59:443-459.

Crawford MH.1992. Antropologia Biologica de los Indios Americanos. Madrid: Editorial *Mapfre*.

Cui Y, Lindo J, Hughes CE, Johnson JW, Hernandez AG, Kemp BM, Ma J, Cunningham R, Petzelt B, Mitchell J, Archer D, Cybulski JS, Malhi RS. 2013. Ancient DNA analysis of mid-Holocene individuals from the Northwest Coast of North America reveals different evolutionary paths for mitogenomes. PLoS One 8:e66948.

Curtin PD.1969. The Atlantic slave trade: A consensus. Madison: Univ. of Wisconsin Press.

Da Luz J, Kimura EM, Costa FF, Sonati MF, Sans M. 2010. Beta-globin gene cluster haplotypes in Afro-Uruguayans from two geographical regions (South and North). Am J Hum Biol 22:124-128.

Dipierri JE, Alfaro E, Martínez-Marignac VL, Bailliet G, Bravi CM, Cejas S, Bianchi NO. 1998. Paternal directional mating in two Amerindian subpopulations located at different altitudes in northwestern Argentina. Hum Biol 70:1001-1010

Dusinberre W. 1996. Them dark days. New York: Oxford University Press.

Ferreira da Silva LA, Pimentel BJ, Azevedo DA, Silva ENP, Santos SS. 2002. Allele frequencies of nine STR loci -D16S539, D7S820, D13S317, CSF1PO, TPOX, TH01, F13A01, FESFPS and vWA -in the population from Alagoas, northeastern Brazil. Forensic Sci Int130:187-188.

Figueiro G, Hidalgo PC, Sans M. 2011. Control region variability of haplogroup C1d and the tempo of the peopling of the Americas. PLoS One 6:e20978.

Fong C, Lizarralde-Iragorri MA, Rojas-Gallardo D, Barreto G. 2013. Frequency and origin of haplotypes associated with the beta-globin gene cluster in individuals with trait and sickle cell anemia in the Atlantic and Pacific coastal regions of Colombia. Genet Mol Biol 36:494-497.

Frega A., Borucki A, Chagas KY, Stalla N. 2004. Esclavitud y abolición en el Río de la Plata en tiempos de revolución y república. En UNESCO, editor. Memoria del Simposio La ruta del esclavo en el Río de la Plata: Su historia y sus consecuencias. Montevideo: Logos, p.115-148.

Freyre G. 1933. Casa Grande e Senzala. Rio de Janeiro: J. Olympio.

Galanter JM, Fernandez-Lopez JC, Gignoux CB, Barnholtz-Sloan J, Fernandez-Rozadilla C, Via M, Hidalgo-Miranda A, Contreras AV, Figueroa LV, Raska P, Jimenez-Sanchez G, Zolezzi IS, Torres M, Ponte CR, Ruiz Y, Salas A, Nguyen E, Eng C, Borjas L, Zabala W, Barreto G, González FR, Ibarra A, Taboada P, Porras L, Moreno F, Bigham A, Gutierrez G, Brutsaert T, León-Velarde F, Moore LG, Vargas E, Cruz M, Escobedo J, Rodriguez-Santana J, Rodriguez-Cintrón W, Chapela R, Ford JG, Bustamante C, Seminara D, Shriver M, Ziv E, Burchard EG, Haile R, Parra E, Carracedo A; LACE Consortium.. 2012. Development of a panel of genome-wide ancestry informative markers to study admixture. PLoS Genet. 8:e1002554.

García A, Pauro M, Nores R, Bravi CM, Demarchi DA. 2012. Phylogeography of Mitochondrial Haplogroup D1: An Early Spread of Subhaplogroup D1j from Central Argentina. Am J Phys Anthropol 149:583–590.

Godinho NMO. 2008. O impacto das migrações na constituição genética de populações latino-americanas. Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas. Brasilia: Universidade de Brasilia.

Godinho NMO, Gontijo CC, Diniz MECG, Falcão-Alencar G, Dalton GC, Amorim CEG, Barcelos RSS, Klautau-Guimarães MN, Oliveira SF. 2008. Regional patterns of genetic admixture in South America. Forens Sci Int Genet Suppl Series 1:329-330.

Gómez-Pérez L, Alfonso-Sánchez MA, Dipierri JE, Alfaro E, García-Obregón S, Pancorbo MM, Bailliet G, Peña JA. 2011. Microevolutionary processes due to landscape features in the Province of Jujuy (Argentina). Am J Hum Biol 23:177-184.

Guerreiro-Junior V, Bisso-Machado R, Marrero A, Hünemeier T, Salzano FM, Bortolini MC. 2009. Genetic signatures of parental contribution in black and white populations in Brazil. Genet Mol Biol 32:1-11.

Heinz T, Alvarez-Iglesias V, Pardo-Seco J, Taboada-Echalar P, Gómez-Carballa A, Torres-Balanza A, Rocabado O, Carracedo A, Vullo C, Salas A. 2013. Ancestry analysis reveals a predominant Native American component with moderate European admixture in Bolivians. Forensic Sci Int Genet 7:537-542.

Heyer E, Tremblay M, Desjardins B. 1997. Seventeenth century European origins of hereditary diseases in the Saguenay population (Quebec, Canada). Hum Biol 69:209-225.

Hidalgo PC, Bengochea M, Abilleira D, Cabrera A, Alvarez I. 2005. Genetic admixture estimate in the Uruguayan population based on the loci LDLR, GYPA, HBGG, GC and D7S8. Int J Hum Genet 5:217-222.

Hirszfeld L, Hirszfeld H. 1919. Serological differences between the blood of different races: the result of researches on the Macedonian front. Lancet 2: 675-679.

Horn J, Morgan PD. 2005. Settlers and slaves. En: Mancke E, Shammas C, editors. The creation of the British Atlantic world. Baltimore: John Hopkins, p. 19-44.

Hrdlicka A. 1912. The problems of the unity of plurality and the probable place of origin of the American aborigines. Amer Anthrop 14: 1-12.

Ibarra A, Freire-Aradas A, Martínez M, Fondevilla M, Burgos G, Camacho M, Ostos H, Suarez Z, Carracedo A, Santos S, Gusmão L. 2014. Comparison of the genetic background of different Colombian populations using the SNPforID 52plex identification panel. Int J Legal Med 128:19-25.

Instituto Nacional de Estadística. 1997. Módulo raza Período 1996-1997. http://:www.ine.gub.uy/biblioteca/raza/MODULO_RAZA.pdf.

Instituto Nacional de Estadística. 2012. Censo 2011, http://www.ine.gub.uy/socio-demograficos/pobhogyviv2008.asp - Censos_T4.xls.

Jin L, Baskett ML, Cavalli-Sforza LL, Zhivotovsky LA, Feldman MW, Rosenberg NA. 2000. Microsatellite evolution in modern humans: a comparison of two data sets from the same populations. Ann Hum Genet 64:117-134.

Kemp BM, Malhi RS, McDonough J, Bolnick DA, Eshleman JA, Rickards O, Martinez-Labarga C, Johnson JR, Lorenz JG, Dixon EJ, Fifield TE, Heaton TH, Worl R, Smith DG. 2007. Genetic analysis of early holocene skeletal remains from Alaska and its implications for the settlement of the Americas. Am J Phys Anthropol 132:605-621.

Klein HS. 1986. La esclavitud africana en América Latina y el Caribe. Madrid: Alianza Ed.

Krieger H, Morton NE, Mi MP, Azevêdo E, Freire-Maia A, Yasuda N. 1965 Racial admixture in north-eastern Brazil. Ann Hum Genet 29:113-125.

Lao O, Vallone PM, Coble MD, Diegoli TM, van Oven M, van der Gaag KJ, Pijpe J, de Knijff P, Kayser M. 2010 Evaluating self-declared ancestry of U.S. Americans with autosomal, Y-chromosomal and mitochondrial DNA. Hum Mutat. 31:E1875-1893.

Leite FP, Menegassi FJ, Schwengber SP, Raimann PE, Albuquerque TK. 2003. STR data for 09 autosomal STR markers from Rio Grande do Sul (southern Brazil). Forensic Sci Int. 132:223-224.

Lins TC, Vieira RG, Grattapaglia D, Pereira RW. 2011. Population analysis of vitamin D receptor polymorphisms and the role of genetic ancestry in an admixed population. Genet Mol Biol 34:377-385.

Loyo MA, Castro de Guerra D, Izaguirre MH, Rodriguez-Larralde A. 2004. Admixture estimates for Churuguara, a Venezuelan town in the State of Falcón. Hum Biol. 31:669-680.

Martínez H, Rodriguez-Larralde A, Izaguirre MH and Castro de Guerra D. 2007. Admixture estimates for Caracas, Venezuela, based on autosomal, Y-chromosome, and mtDNA markers. Hum Biol 79:201-213.

Martínez-Cortés G, Salazar-Flores J, Haro-Guerreiro J, Rubi-Castellanos R, Velarde-Félix JS, Muñoz-Valle JF, López-Casamichana M, Carrillo-Tapia E, Canseco-Avila LM, Bravi CM, López-Armenta M, Rangel-Villalobos H. (2013. Maternal admixture and population structure in Mexican-Mestizos based on mtDNA haplogroups. Am J Phys Anthropol 151:526-537.

Martinez-Fierro ML, Beuten J, Leach RJ, Parra EJ, Cruz-Lopez M, Rangel-Villalobos H, Riego-Ruiz LR, Ortiz-Lopez R, Martinez-Rodriguez HG, Rojas-Martinez A. 2009. Ancestry informative markers and admixture proportions in northeastern Mexico. J Hum Genet 54:504-509.

Martínez Marignac VL, Bertoni B, Parra EJ, Bianchi NO. 2004. Characterization of admixture in an urban sample from Buenos Aires, Argentina, using uniparentally and biparentally inherited genetic markers. Hum Biol 76:543-557.

McAdoo HP. 1993 Ethnic families: Strenghts that are found in diversity. In: McAdoo HP, editor, Family Ethnicity: Strenght in Diversity. Newsbury Park: Sage Publ., p. 3-14.

McKeigue PM, Carpenter JR, Parra EJ, Shriver MD. 2000. Estimation of admixture and detection of linkage in admixed populations by a Bayesian approach: Application to African-American populations. Ann Hum Genet 64:171-186.

Meltzer M. 1993. Slavery: A World History. New York: Da Capo Press.

Mendizabal I, Sandoval K, Berniell-Lee G, Calafell F, Salas A, Martínez-Fuentes A, Comas D. 2008. Genetic origin, admixture, and asymmetry in maternal and paternal human lineages in Cuba. BMC Evol Biol 8:213

Ministerio de Instrucción Pública. 1925. El Libro del Centenario del Uruguay 1825-1925. Montevideo: Capurro y Cía.

Moreau C, Lefebvre JF, Jomphe M, Bhérer C, Ruiz-Linares A, Vézina H, Roy-Gagnon MH, Labuda D. 2013. Native American admixture in the Quebec founder population. PLoS One 8:e65507.

Moreno Fraginals M. 1977. Africa in Cuba: a quantitative analysis of the African population in the island of Cuba. Ann NY Acad Sc 292: 287-201.

Morera B, Barrantes R, Marín-Rojas R. 2003. Gene admixture in the Costa Rican population. Ann Hum Genet 67:71-80.

Mörner M. 1967. Race Mixture in the History of Latin America. Boston: Little, Brown and Co.

Mullis KB, Faloona FA. 1987. Specific synthesis of DNA in vitro via a polymerase-catalyzed chain reaction. Methods Enzymol 155:335-350.

Nei M, Roychoudhury AK. 1974. Genic variation within and between the three major races of man, Caucasoids, Negroids, and Mongoloids. Am J Hum Genet 26:421-443.

Nuñez C, Baeta M, Sosa C, Casalok Y, Ge J, Budowle B, Martínez-Jarreta B. 2010. Reconstructing the population history of Nicaragua by means of mtDNA, Y-chromosome STRs, and autosomal STR markers. Am J Phys Anthropol 143:591-600.

Olivera Chirimini T. 2004. Expresiones culturales de los afro-rioplatenses. En UNESCO, editor. Memoria del Simposio La ruta del esclavo en el Río de la Plata: Su historia y sus consecuencias. Montevideo: Logos, p. 163-171.

Pagano S, Sans M, Pimenoff V, Cantera AM, Alvarez JC, Lorente JA, Peco JM, Mones P, Sajantila A. 2005. Assessment of HV1 and HV2 mtDNA variation for forensic purposes in an Uruguayan population sample. J Forensic Sc 50:1239-1242.

Palha Tde J, Ribeiro-Rodrigues EM, Ribeiro-dos-Santos A, Guerreiro JF, de Moura LS, Santos S. 2011. Male ancestry structure and interethnic admixture in African-descent communities from the Amazon as revealed by Y-chromosome STRs. Am J Phys Anthropol 144:471-478.

Parolin ML, Carreras-Torres R, Sambuco LA, Jaureguiberry SM, Iudica CE. 2013. Analysis of 15 autosomal STR loci from Mar del Plata and Bahia Blanca (Central Region of Argentina). Int J Legal Med 28:457-459.

Pena SDJ, Di Pietro G, Fuckshuber-Moraes M, Genro JP, Hutz MH, Kehdy FSG, Kohlrausch F, Magno LAV, Montenegro RC, Moraes MO, e Moraes ME, de Moraes MR, Ojopi EB, Perini JA, Racciopi C, Ribeiro-Dos-Santos AK, Rios-Santos F, Romano-Silva MA, Sortica VA, Suarez-Kurtz G. 2011. The genomic ancestry of individuals from different geographical regions of Brazil is more uniform than expected. PLoS One 6:e17063.

Perego UA, Achilli A, Angerhofer N, Accetturo M, Pala M, Olivieri A, Hooshiar Kashani B, Ritchie KH, Scozzari R, Kong QP, Myres NM, Salas A, Semino O, Bandelt HJ, Woodward SR, Torroni A. 2009. Distinctive Paleo-Indian migration routes from Beringia marked by two rare mtDNA haplogroups. Curr Biol 19:1-8.

Perego UA, Angerhofer N, Pala M, Olivieri A, Lancioni H, Hooshiar Kashani B, Carossa V, Ekins JE, Gómez-Carballa A, Huber G. 2010. The initial peopling of the Americas: A growing number of founding mitochondrial genomes from Beringia. Genome Res 20:1174-1179.

Pereira L, Zamudio R, Soares-Souza G, Herrera P, Cabrera L, Hooper CC, Cok J, Combe JM, Vargas G, Prado WA, Schneider S, Kehdy F, Rodrigues MR, Chanock SJ, Berg DE, Gilman RH, Tarazona-Santos E. 2012. Socioeconomic and nutritional factors account for the association of gastric cancer with Amerindian ancestry in a Latin American admixed population. PLoS One 7:e41200.

Pereña L. 1992. Genocidio en América. Madrid: Mapfre.

Poulsen L, Børsting C, Tomas C, González-Andrade F, Lopez-Pulles R, González-Solórzano J, Morling N. 2011. Typing of Amerindian Kichwas and Mestizos from Ecuador with the SNPforID multiplex. Forensic Sci Int Genet 5:e105-107.

Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155:945-959.

Reich DE, Goldstein DB. 1998. Genetic evidence for a Paleolithic human population expansion in Africa. Proc Natl Acad Sci U S A. 95:8119-8123.

Ribeiro D. 1969. Las Américas y la civilización. Buenos Aires: Centro Editor de América Latina.

Rickards O, Martínez-Labarga C, Lum JK, De Stefano GF, Cann RL. l999. MtDNA history of the Cayapa Amerinds of Ecuador: detection of additional founding lineages for the Native American populations. Am J Hum Genet 65:519-530.

Rife DC. 1954. Populations of hybrid origin as source material for the detection of linkage. Am J Hum Genet 6:26-33.

Rojas W, Parra MV, Campo O, Caro MA, Lopera JG, Arias W, Duque C, Naranjo A, Garcia J, Vergara C, Lopera J, Hernandez E, Valencia A, Caicedo Y, Cuartas M, Gutiérrez J, López S, Ruiz-Linares A, Bedoya G. 2010. Genetic make up and structure of Colombian populations by means of uniparental and biparental DNA markers. Am J Phys Anthropol 143:13-20.

Rosenblat A. 1954. La Población Indígena y el Mestizaje en América. I. La Población Indígena en América, 1492-1950. Buenos Aires: Ed. Nova.

Rout LB. 1976. The African Experience in Spanish America: 1502 to the Present Day. New York: Cambridge University Press.

Rubi-Castellanos R, Martínez-Cortés G, Muñoz-Valle JF, González-Martín A, Cerda-Flores RM, Anaya-Palafox M, Rangel-Villalobos H. 2009. Pre-Hispanic Mesoamerican demography approximates the present-day ancestry of Mestizos throughout the territory of Mexico. Am J Phys Anthropol 139:284-294.

Salzano FM, Callegari-Jacques SM. 1988. South American Indians: A Case Study in Evolution. Oxford: Clarendon Press.

Salzano FM, Callegari-Jacques SM. 2006. Amerindian and non Amerindian autosome molecular variability--a test analysis. Genetica 126:237-242.

Salzano FM, Sans M. 2014. Interethnic admixture and the evolution of Latin American populations. Genet Mol Biol. 37(Suppl):151-170.

Sans M. 2000. Admixture studies in Latin America: From the 20th to the 21st century. Hum Biol 72:155-177.

Sans M, Salzano FM, Chakraborty R 1997. Historical genetics in Uruguay: Estimates of biological origins and their problems. Hum Biol 69:161-170.

Sans M, Weimer TA, Franco MHLP, Salzano FM, Bentancor N, Alvarez I, Bianchi NO, Chakraborty R. 2002. Unequal contributions of male and female gene pools from parental populations in the African descendants of the city of Melo, Uruguay. Am J Phys Anthropol 118:33-44.

Sans M, Merriwether DA, Hidalgo PC, Bentancor N, Weimer TA, Franco MH, Alvarez I, Kemp BM, Salzano FM. 2006. Population structure and admixture in Cerro Largo, Uruguay, based on blood markers and mitochondrial DNA polymorphisms. Am J Hum Biol 18:513-524.

Sans M, Figueiro G, Hidalgo PC. 2012. A new mitochondrial C1 lineage from the prehistory of Uruguay: population genocide, ethnocide, and continuity. Hum Biol 84:287-305

São-Bento M, Carvalho M, Andrade L, Lopes V, Serra A, Gamero JJ, Corte-Real F, Vide MC, Anjos MJ. 2008. STR data for the 15 AmpFISTR1 IdentifierTM loci in the Brazilian population of São Paulo State. Forens Sci Int, Genet Suppl Series 1:367-369.

Scliar MO, Vaintraub MT, Vaintraub PMV, Fonseca CG. 2009. Admixture analysis with forensic microsatellites in Minas Gerais, Brazil: The ongoing evolution of the capital and of an African-derived community. Am J Phys Anthropol 139:591-595.

Silva-Zolezzi I, Hidalgo-Miranda A, Estrada-Gil J, Fernandez-Lopez JC, Uribe-Figueroa L, Contreras A, Balam-Ortiz E, Bosque-Plata L, Velazquez-Fernandez D, Lara C, Goya R, Hernandez-Lemus E, Davila C, Barrientos E, March S, Jimenez-Sanchez G. 2009. Analysis of genomic diversity in Mexican Mestizo populations to develop genomic medicine in Mexico. Proc Natl Acad Sci USA 106:8611-8616.

Stefflova K, Dulik MC, Pai AA, Walker AH, Zeigler-Johnson CM, Gueye SM, Schurr TG, Rebbeck TR. 2009. Evaluation of group genetic ancestry of populations from Philadelphia and Dakar in the context of sex-biased admixture in the Americas. PLoS One 4:e7842.

Teruel BM, Rodríguez JJL, McKeigue P, Mesa TC, Fuentes E, Cepero AV, Hernandez MAG, Copeland JRM, Ferri CP, Prince MJ. 2011. Interactions between genetic admixture, ethnic identity, APOE genotype and dementia prevalence in an admixed Cuban sample: A cross-sectional population survey and nested case-control study. BMC Med Genet 12:e43.

Thomas H. 1998. La trata de esclavos. Barcelona: Planeta.

Via M, Gignoux CR, Roth LA, Fejerman L, Galanter J, Choudhry S, Toro-Labrador G, Viera-Vera J, Oleksyk TK, Beckman K, Ziv E, Risch N, Burchard EG, Martínez-Cruzado JC. 2011. History shaped the geographic distribution of genomic admixture on the island of Puerto Rico. PLoS One 6:e16513.

Wang S, Ray N, Rojas W, Parra MV, Bedoya G, Gallo C, Poletti G, Mazzotti G, Hill K, Hurtado AM, Camrena B, Nicolini H, Klitz W, Barrantes R, Molina JA, Freimer NB, Bortolini MC, Salzano FM, Petzl-Erler ML, Tsuneto LT, Dipierri JE, Alfaro EL, Bailliet G, Bianchi NO, Llop E, Rothhammer F, Excoffier L, Ruiz-Linares A. 2008. Geographic patterns of genome admixture in Latin American mestizos. PLoS Genet 4:e1000037.

Wang Z, Hildesheim A, Wang SS, Herrero R, Gonzalez P, Burdette L, Hutchinson A, Thomas G, Chanock SJ, Yu K. 2010. Genetic admixture and population substructure in Guanacaste Costa Rica. PLoS One 5:e13336.

Watkins WS, Xing J, Huff C, Witherspoon DJ, Zhang Y, Perego UA, Woodward SR, Jorde LB. 2012. Genetic analysis of ancestry, admixture and selection in Bolivian and Totonac populations of the New World. BMC Genet 20;13:39.

Zabala Fernández WM, Borjas-Fajardo L, Fernández Salgado E, Castillo C, Socca L, Portillo MG, Sánchez MA, Delgado W, Morales-Machin A, Layrisse Z, Pineda Bernal L. 2005. Use of short tandem repeats loci to study the genetic structure of several populations from Zulia state, Venezuela. Am J Hum Hum Biol 17:451-459.

CAPÍTULO 22. CARACTERIZACIÓN DE LA DENTICIÓN HUMANA Y APORTES DE LA ANTROPOLOGÍA DENTAL PARA LOS ESTUDIOS EVOLUTIVOS, FILOGENÉTICOS Y ADAPTATIVOS.

GABRIEL A. BOLLINI[1], JUAN PABLO ATENCIO[2] Y LEANDRO LUNA[3]

[1] Universidad Nacional de La Plata. gabrielbollini@gmail.com.
[2] CONICET. Universidad Nacional de La Plata. jp6.atencio@gmail.com.
[3] CONICET. Universidad de Buenos Aires. lunaranda@gmail.com.

1. INTRODUCCIÓN

Se puede definir a la antropología dental como el estudio de la variación morfológica y métrica de la dentición de las poblaciones humanas en el tiempo y en el espacio (Zoubov, 1997a), incluyendo su relación con los principios del proceso de adaptación, los cambios en las dietas y todos aquellos conceptos que lleven al estudio del ser humano tomando como referencia las piezas dentarias y sus elementos adyacentes (Kelley y Larsen, 1991; Zoubov, 1998). La antropología dental es el campo de competencia científica que permite la discusión y elaboración de criterios teóricos y metodológicos enfocados en el tratamiento de problemáticas antropológicas en base al análisis de información dental propia de las poblaciones humanas.

También es importante destacar las diferencias existentes entre la **odontología** y la antropología dental, las cuales si bien comparten el mismo referente empírico y el uso de algunas técnicas en común, difieren en la naturaleza de sus enfoques teóricos y sus objetivos. Según Ramey Burns (2008), la odontología se puede definir como el estudio del sistema dentario, su desarrollo, estructura, función y degeneración, así como del tratamiento de sus dolencias. Este último aspecto es el que marca una de las más significativas diferencias respecto de la antropología dental, ya que la odontología, al igual que la medicina, se ha constituido en función del enfoque terapéutico, siendo su objetivo la generación de conocimientos y técnicas que permitan prevenir enfermedades y mejorar la salud de los individuos. La antropología dental, por su parte, analiza la variabilidad de la dentición desde una perspectiva evolutiva y

poblacional, considerando la información dental como un indicador *proxy* que permite abordar problemáticas que trascienden la salud bucal del individuo (ver Suby et al., en este volumen), y que también abarcan la realidad biológica y cultural del grupo humano del cual la muestra analizada forma parte. Es claro que la antropología dental presenta un marcado carácter interdisciplinar, e incluso transdisciplinar (Morin, 1988), al integrar los aportes de diferentes disciplinas y subdisciplinas científicas tales como la arqueología, la etnografía, la odontología, la paleontología, la histología, la paleopatología y la biología, entre otras. Es en este marco que el presente capítulo se propone dar cuenta de dos de las principales líneas de investigación en la antropología dental, la morfología y la odontometría. A su vez, se focaliza en la descripción las características morfológicas de los dientes humanos en términos comparativos con los de otras especies de primates.

2. CARACTERÍSTICAS QUE HACEN DE LOS DIENTES UNA GRAN FUENTE DE INFORMACIÓN

Una de las principales características de los dientes es que no tienen capacidad de auto-reparación, al contrario de otros tejidos del cuerpo (*v.g.* esqueletal y muscular). Una vez constituida la corona, permanece estructuralmente estable en su morfología. La pérdida de material en el esmalte o la dentina origina en las piezas dentales de cada individuo un detallado registro de los procesos en los que involucró el aparato masticatorio durante su vida, el cual no se verá modificado por mecanismos de reparación o remodelación.

En función de esta característica de las piezas dentales, y de varias más que se enumerarán a continuación, es que el estudio de la dentición se presenta como sumamente propicio para la realización de estudios poblacionales. Entre las características más destacables de las piezas dentales, se debe mencionar la buena preservación de los dientes en el registro arqueológico y paleoantropológico, lo cual permite la fácil comparación de restos de variada antigüedad entre sí y con los procedentes de poblaciones actuales. La dureza presentada por los dientes los vuelve muy resistentes a la acción tafonómica, a las altas temperaturas y al impacto de elementos químicos corrosivos.

Otro aspecto relevante es la alta heredabilidad que presentan los rasgos dentales y su control poligénico (Scott, 2008). Numerosos estudios sobre muestras de poblaciones contemporáneas indican que el tamaño y la forma dental son variables altamente heredables, es decir que las variaciones inter e intrapoblacionales pueden ser explicadas mayoritariamente por diferencias genéticas (Mayhall, 1992, 2000;

Balciunienė y Jankauskas, 1993; Hillson, 1996; Larsen, 2000). Un modo de herencia poligénico implica que muchos genes actúan simultáneamente determinando el grado de expresión de los rasgos en baja proporción, pero con un efecto potenciador mutuo (Townsend et al., 1994; Hillson, 1996; Hanihara e Ishida, 2005). También se destaca la baja correlación observada entre distintos caracteres discretos, primando la independencia en el comportamiento de los mismos, lo que maximiza la cantidad de información obtenida. A su vez, la baja incidencia de la edad y el sexo sobre la herencia de los rasgos discretos aumenta la cantidad de datos posibles de analizar. Así, todos los individuos de una muestra se pueden agrupar para incrementar el tamaño de la población a estudiar. Por último destaca el carácter conspicuo, fácilmente distinguible, de los rasgos dentarios, lo cual posibilita la generación de clasificaciones claras, precisas y bien definidas. Este es un elemento importante a la hora de analizar la información para establecer la magnitud de las afinidades biológicas interpoblacionales.

3. Distancias biológicas, variación poblacional y otras problemáticas sobre las cuales los dientes pueden aportar información relevante

La antropología dental realiza aportes significativos a numerosas temáticas de la antropología biológica. Entre ellos se destacan la caracterización y diferenciación entre grupos étnicos y/o conjuntos bioarqueológicos (Dahlberg, 1971; Bollini et al., 2010), el aporte de datos de filiación poblacional (Corruccini, 1974; Carpenter, 1976; Naylor et al., 1985), la estimación de la edad al momento de la muerte del individuo y la generación de perfiles de mortalidad (Delgado, 1996; Pertuz y Rojas, 1998; Barrientos y L´Heureux, 2001; Luna, 2006, 2012), los estudios de flujo génico (Cavalli-Sforza et al., 1994), los análisis paleoantropológicos sobre evolución homínida (Le Gros Clark, 1964; Cavalli-Sforza et al., 1988; Bermúdez de Castro et al., 2014; Jiménez-Arenas et al., 2014) y la evaluación de migraciones y poblamiento de amplias áreas geográficas (Hanihara,1990, 1992; Turner II, 1992; Matsumura y Hudson, 2005). La antropología dental también proporciona gran ayuda a la arqueología, en la reconstrucción de la demografía y en el entendimiento de las relaciones espacio-temporales entre sociedades. Otro aporte significativo es la posibilidad de estudiar la dieta de poblaciones del pasado (paleodieta), pudiendo inferir el tipo de alimento consumido, los hábitos de ingesta y la utilización de diferentes instrumentos en el procesamiento de alimentos (Margvelashvili et al., 2013; Sun et al., 2014), todo esto a través del análisis del desgaste dental y de los rastros dejados por partículas de alimentos y fitolitos hallados en los cálculos dentales (Fuchs, 2010; Musaubach, 2012). Finalmente, en la antropología dental también se incluyen estudios sobre los procesos de formación y erupción dental (FitzGerald y Rose, 2008; Smith et al., 2010), estimación del sexo en función

de los diámetros coronales (Toribio Suarez et al., 1995; Vodanovic et al., 2007; Luna, 2008) y la utilización de rasgos dentarios discretos para estimar relaciones biológicas entre poblaciones (Pompa, 1990; García Sívoli, 2009; Khudaverdyan, 2013).

4. Breve reseña histórica de los inicios de la antropología dental

Tal vez el primero en elaborar una clasificación según el tamaño de la pieza dental fue H. W. Flower (1885), quien definió a las poblaciones australianas, andamanesas y tasmaninas como megalodontes, a los aborígenes americanos y malayos como mesodontes y a los europeos, hindúes y antiguos egipcios como microdontes. Flower utilizó el índice que lleva su nombre para relacionar la longitud del arco alveolar entre el primer y el tercer molar con la longitud de la base del cráneo. La aparición de excepciones en los resultados y la falta de una interpretación adecuada en el comportamiento de las muestras analizadas hicieron tambalear sus propuestas, generando incluso cierto grado de pesimismo sobre la posibilidad de que la variación en el tamaño de los dientes permitiera dar cuenta de aspectos importantes de las poblaciones humanas (Rodríguez Cuenca, 1989).

En 1905, De Terra presentó el manuscrito titulado “Ensayos para una odontografía de las razas humanas”, en el que desvirtuaba el valor descriptivo del tamaño dental y el número de cúspides y raíces en el estudio de las poblaciones. Las interpretaciones de De Terra, según los análisis realizados por Zoubov (1997a), se debieron a fuertes deficiencias metodológicas tanto en la obtención de muestras estadísticas representativas, como en el análisis de los resultados logrados por la aplicación de metodologías inapropiadas. Europa central, y principalmente Alemania, representada por autores como Topinard, Bolk, Black, G. Fisher e incluso Zuckerkandl y el mismo De Terra, promovió el crecimiento de las investigaciones de la variabilidad dental, sobre todo en lo referente al estudio del crecimiento y estructura dental.

Ya en la década del 1920, los estudios étnicos tenían en los dientes un referente importante, sobre todo con las diferencias descubiertas en la estructura de los incisivos y fundamentalmente en los molares inferiores. Hacia la década siguiente, los estudios de algunos autores alemanes como Gottlieb, Driak, Kronfeld, Orban y Sicher, así como también Wasserman y Weidenreich, comienzan a conocerse en los laboratorios y centros de enseñanza de Estados Unidos, lo que otorga a las investigaciones dentales un nuevo y renovado impulso. Durante las primeras décadas del siglo XX Hrdlicka, fundador de la American Association of Physical Anthropology (AAPA), incluyó los análisis de la dentición humana en sus investigaciones sobre los orígenes de las poblaciones americanas. Al encarar el estudio de la evolución del

hombre moderno analizó, principalmente en la denominada fase Neandertal, los efectos de las transformaciones del sistema masticatorio y realizó un análisis comparativo de la morfología coronal de las piezas dentales. El análisis de la dentición de las poblaciones americanas lo condujo al descubrimiento de la alta frecuencia de uno de los rasgos por él definido para incisivos (keilomorfía o incisivos en pala) respecto del resto de las poblaciones mundiales, lo que le permitió postular que las poblaciones asiáticas habrían dado origen a las poblaciones americanas. Weidenreich, en 1930, siguiendo esta línea de observación dentaria, describió keilomorfía en las poblaciones fósiles de Sinanthropus y observó la similitud que este rasgo presenta en estas poblaciones con lo descripto para poblaciones actuales de Asia.

En la década de 1940 Albert Dahlberg (1945; Dahlberg y Mikkelsen, 1947) inició estudios en las poblaciones aborígenes de América, haciendo hincapié en las del suroeste norteamericano (Indios Pima). Con esto comienza una nueva etapa metodológica para el registro y el análisis de los rasgos dentales. Este investigador elaboró una serie de placas con las variaciones observadas y es así que en su difusión comienza un nuevo período de estructuración de la antropología dental. Posteriormente, Pedersen y Thyssen (1942) describieron un carácter denominado *extensión adamantina interradicular*, mientras que Dahlberg y Mikkelsen (1947), caracterizaron los *rebordes marginales vestibulares*. Moorrees (1957) estableció definitivamente una característica propia de las poblaciones mongoloides, la presencia de los incisivos en pala (Rodríguez Cuenca, 1989). Para esa época se realizó en el British Museum un encuentro de la *Society for the Study of Human Biology* (SSHB), en el cual participaron Butler, Glasstone, Brothwell, Gregory y otros investigadores. En 1963, el simposio fue editado por Don Brothwell bajo el título *Dental Anthropology*.

En 1965, en Fredensborg, Dinamarca, se llevó a cabo el Primer Simposio Mundial de morfología dental, con la participación de 65 especialistas de 27 países. Para ese momento ya se consideraba a la antropología dental como una rama bien definida que permitía estudiar la dinámica y la estructura poblacional. Hanihara (1968) propuso el término *Complejo Racial Dentario* para definir las características de las poblaciones según la configuración de los rasgos dentarios. Sin embargo, ya había sido anteriormente Moorrees (1957) el primero en ofrecer una aproximación completa sobre el tema, habiendo caracterizado el complejo dental asiático. Dicho complejo fue definido en base a una serie de características muy significativas, como son los incisivos en pala, las diferencias entre los diámetros mesiodistales coronarios de ambos incisivos superiores y la muy baja incidencia del tubérculo de Carabelli. Un dato adicional es la alta frecuencia de *torus mandibularis* en estas poblaciones. Casi una década después, Hanihara profundizó

los estudios de poblaciones utilizando rasgos dentarios, describiendo caracteres discretos y métricos como propios del grupo étnico “mongoloide”, incorporando el protostílido, el pliegue desviado (*deflecting wrinkle*), la sexta y séptimas cúspides, el metacónulo y el índice del ancho del canino. Posteriormente se agrega otro carácter más a los mencionados anteriormente, estudiado por Goaz y Miller (1966): el tubérculo *dentis digitiformis*. Por último, en Argentina Devoto (1971) definió un rasgo denominado *hendidura de los rebordes marginales linguales de los incisivos en pala*.

5. EL ANÁLISIS MORFODENTAL: SUS BASES Y APLICACIONES

La antropología dental ofrece grandes ventajas para analizar la constitución genética de las poblaciones humanas, sus distancias biológicas, los procesos migratorios y los cambios en el flujo génico. El análisis morfológico utilizado paralelamente al genético se basa en el método fenético, que según Zoubov y Nikityuk (1978) parte del estudio de rasgos fenotípicos especiales y su correspondiente comparación con las frecuencias poblacionales. Como elemento de unidad de variación fenética se emplea el fen, rasgo taxonómico elemental, indivisible, siendo la variante más efectiva de un rasgo cuando la expresión del mismo corresponde al máximo grado de su potencia taxonómica. El fen se asocia a un rasgo discreto y, como tal, se expresa mediante la dicotomía presencia-ausencia, descrita por Hrdlicka desde 1920 para los incisivos en pala.

Para identificar un fen se elige un rasgo estable, con alto componente genético, y se establece una gradación de la expresión del carácter analizado, siendo evaluado su valor taxonómico mediante el análisis poblacional (Rodríguez Cuenca, 2003). Zoubov (1997b) hace énfasis en la importancia de convertir el rasgo dental en un marcador intergrupal, por lo que considera que es necesario ir más allá de la simple división de la expresión en grados y establecer cuáles permiten la más efectiva determinación y relevamiento de su presencia y expresión (Rodríguez Cuenca, 2003). Se trata de elaborar el rasgo para convertirlo en un fen (Zoubov, 1997b). Cabe recordar que la morfogénesis de la corona dentaria queda determinada por la membrana preformativa de Huxley y Raschow (Hollinshead, 1983). Este proceso se produce en períodos de desarrollo muy tempranos, lo que minimiza la afectación de los factores ambientales, de manera tal que los caracteres fenotípicos coronales quedan fuertemente dominados por la influencia génica primaria. Esta correlación vincula el acervo génico de los caracteres dentarios con las características de la estructura fenotípica de las piezas dentarias. Así, los genotipos dominantes tienen una clara expresión. Por otra parte la igualdad de los caracteres indica una estrecha relación de parentesco entre aquellos que poseen

estructuras similares (Rodríguez Cuenca, 1994). Es en función de esta consideración teórica, siempre empleada y pocas veces explicitada, que el análisis de la variación de los rasgos discretos dentro de la antropología dental basa sus inferencias.

El estudio de los rasgos morfológicos se define casi en su totalidad en función de rasgos coronales (principalmente en la superficie oclusal de las piezas dentales). El estudio de las raíces dentarias, si bien para algunos autores (Höltta et al., 2004; Edgcomb et al., 2011) aporta valiosa información que permite la caracterización y distinción entre poblaciones a nivel intra e inter-regional, presenta algunas dificultades y críticas. En primer lugar, la morfogénesis de las raíces ocurre durante períodos relativamente prolongados y tardíos en el proceso de conformación de las piezas dentales, lo cual aumenta la posibilidad de que su morfología se vea afectada por la influencia de factores ambientales. La segunda dificultad que implica el estudio de las raíces, y por lo general la que más condiciona la realización de dichos estudios, corresponde a la imposibilidad de observarlas de forma directa cuando los dientes se encuentran implantados. Esto conduce a la necesidad de emplear técnicas de diagnóstico por imágenes tales como la radiografía y la tomografía computarizada, las cuales en general no son de fácil acceso e implican un costo económico en ocasiones difícil de afrontar. Otro aspecto a tener en cuenta es que usualmente no se considera a los terceros molares para los análisis morfodentales, pues su desarrollo tardío hace que sufran una fuerte influencia mesológica en su formación (Steele y Bramblet, 1989; Buikstra y Ubelaker, 1994).

6. ESTRUCTURA DENTAL

Considerando lo planteado por Bass (1986), Ramey Burns (2008) y White y Folkens (2005), es posible distinguir las siguientes caras, superficies o facies coronales:

- Cara vestibular: dirigida al vestíbulo de la cavidad oral, denominada también cara labial en los dientes anteriores y cara bucal en los premolares y molares.
- Cara lingual: dirigida a la cavidad de la boca, hacia la lengua, denominada palatina en los dientes superiores.
- Cara mesial, proximal o medial: es la porción anterior de los dientes.
- Cara distal, lateral o posterior, según la ubicación del diente en la arcada alveolar.
- Cara oclusal, masticadotoria o incisal.

- A continuación se realizará una descripción morfológica de las piezas dentarias tomando en consideración lo planteado por Olivier (1960), Brothwell (1987), Bramblett (1988) y Steele y Bramblett (1989). Se da cuenta de las principales características de todas las piezas con excepción del tercer molar, debido a la alta variabilidad morfológica que presenta.

a. Incisivos

Las coronas de los incisivos son aplanadas y en forma de hoja, lo que les da una tipología coronal haplodonte. El contorno de la superficie de la dentina sobre la cara incisal forma una línea que con el desgaste producido en el uso de la pieza se transforma gradualmente en una banda. Así, se observan dientes con coronas anchas en sentido mesiodistal en relación a su altura, que presentan un relieve mayor en su cara lingual, siendo sus raíces más circulares en el corte transversal.

El incisivo central superior se caracteriza por la presencia de mamelones y de una corona grande, más simétrica en su cara vestibular y mucho más convexa en ambos ejes, tanto en el transversal como en el longitudinal. El diámetro mayor es el mesodistal respecto al bucolingual. La pieza presenta tres pequeños lóbulos, cada uno de los cuales termina en el borde incisal en un pequeño mamelón, observándose a ambos lados del lóbulo medio la extensión de un surco longitudinal. El borde distoincisal es más redondo que el mesioincisal. En su cara lingual se ubica el *cingulum* y una fosa redondeada con tres elevaciones denominadas *rebordes marginales*, que pueden ser mesiales o distales. El ápice de la raíz se orienta hacia la porción distal, mientras que la cara de contacto interproximal es más plana, ancha y simétrica entre los incisivos anteriores que entre el anterior y el lateral. Su raíz es cónica, con el ápice terminado en forma redondeada, y la cara radicular distal es más acanalada que la mesial. Las superficies vestibulares y linguales son más convexas, siendo el tamaño de la raíz mayor que la corona.

El incisivo lateral superior es más estrecho y corto que el central, y posee una mayor curvatura total. La zona de contacto mesial se ubica en la unión de los tercios incisal y medio, y la porción de contacto distal yace en el tercio medio. Esta pieza dentaria es más variable que el incisivo anterior, incluso a veces puede no desarrollarse. Los ángulos incisales son más redondeados, siendo el distoincisal el de mayor amplitud. La fosa lingual es más profunda y con bordes más desarrollados, y se puede observar la presencia de un surco o fisura linguocervical. La superficie vestibular observada en el incisivo lateral es más convexa que la del incisivo anterior y su raíz es más larga y estrecha. Otra característica distintiva es que las superficies mesiales y distales tienen forma plana, siendo la curvatura vestibulolingual levemente cóncava.

Los incisivos inferiores son angostos, presentan menor relieve lingual y sus raíces tienen una compresión mesodistal. La corona muestra una forma de cincel y su cara vestibular es ligeramente convexa en sentido longitudinal. Transversalmente su estructura es aplanada. Otra característica es la débil expresión de las vertientes marginales, que incluso pueden faltar. El incisivo inferior central es más pequeño que el lateral y presenta un menor diámetro mesodistal. La corona es ligeramente más simétrica en su vista vestibular respecto a la correspondiente al incisivo lateral.

b. CANINOS

Los caninos se ubican entre los incisivos laterales y los dientes posteriores (los premolares y los molares o dientes yugales). Son dientes haplodontes y monocuspídeos que conservan la forma filogenética original con su consiguiente funcionalidad (desgarre y corte de los alimentos ingeridos). Se las considera las piezas dentarias más largas y fuertes de la dentición. Su función en la arquitectura facial es muy importante ya que sin ellos las comisuras bucales se aplanarían.

La forma de los caninos puede ser variable, pero en general presenta una cara vestibular de forma romboidal cuyo borde incisal es agudo y un borde cervical redondo. La porción distal de la cúspide es más larga y presenta un mayor rango de convexidad, mientras que la porción mesial es más corta y recta. El borde distal es más inclinado y largo que el mesial, debido a lo cual la porción cervical distal se ubica inferior a la observada en la correspondiente porción mesial. La cara lingual presenta una elevación muy pronunciada que se extiende desde el ápice hasta la porción cingular. Los rebordes marginales delimitan respectivamente las dos fosas caninas, una mesial y otra distal. Las raíces son convexas en las superficies vestibulares y linguales, y anchas y levemente planas en las mesiales y distales.

La corona del canino superior es ancha en sentido mesiodistal con relación al eje vertical y se observa un mayor relieve lingual. Al corte transversal, las raíces son generalmente redondas. A diferencia de los superiores, los caninos inferiores resaltan por tener una corona más larga, angosta y de menor relieve lingual. El contorno mesial vestibular es relativamente recto y la vertiente mesial de la cúspide es corta. El contorno distal es cóncavo en la unión cementoadamantina y convexo en la vertiente opuesta, en la cúspide distal. En la superficie lingual las fosas mesial y distal son menos notables que en los superiores. En general el *cingulum* es más redondeado que en el canino superior y las mitades mesial y distal de las coronas tienden a ser simétricas. Otra distinción que se puede establecer es el nivel de desgaste incisal, ya que en los superiores se observa mayormente en la cara lingual, y en la cara vestibular en los inferiores. También se diferencian en el tamaño, la forma y la estructura superficial de las raíces: la de los inferiores tienden a ser

más cortas y más aplanadas, con surcos longitudinales claramente más marcados que en los caninos superiores. A su vez, en las porciones apicales de las raíces de los caninos inferiores se observa una clara desviación mesial, incluso algunos autores describen una bifurcación radicular apical, lo que implica una raíz doble. Por último, existe una diferencia entre la cara de contacto con el incisivo lateral y la del primer premolar inferior, ya que ésta última es más larga y ancha que la mesial. La superficie distal de esta raíz presenta canales o surcos más profundos que en la porción mesial.

c. PREMOLARES

Los premolares son piezas caracterizadas por ser estructuras bicúspides (una cúspide lingual interna y una vestibular externa), hallándose en número de ocho piezas, cuatro de las cuales son maxilares y cuatro mandibulares. La raíz es única, pero en el caso del primer premolar superior se puede bifurcar, aplastándose en sentido mesodistal.

Los premolares superiores tienen dos cúspides de aproximadamente igual tamaño, mientras que en los inferiores predomina la cúspide lingual en altura y área. También presentan surcos medios bien definidos orientados mesiodistalmente. Los inferiores tienen generalmente surcos interrumpidos. El contorno oclusal de la corona en los superiores tiende a tener una estructura de tipo oval, mientras que en los premolares inferiores la forma observada tiene tendencia a la redondez.

En los primeros premolares superiores la superficie vestibular es similar a la del canino superior, aunque ésta se presenta de manera más estrecha y corta. El ápice de la cúspide vestibular distal divide en dos porciones diferentes la estructura de esta pieza dentaria. La cúspide vestibular primaria es mayor que su homóloga lingual y su corona es más asimétrica, presentando una forma marcadamente triangular en su cara oclusal. Se observa una superficie más cóncava sobre la superficie mesial. Hay diferencias también respecto a la estructura de la corona, la cual presenta una mayor proyección mesiovestibular en la línea entre el cemento y el esmalte. La raíz es habitualmente doble y presenta dos lóbulos o dos bifurcaciones apicales.

Los segundos premolares tienen cúspides similares en la vista oclusal; la corona es más ovoidal y menos cóncava en la superficie mesial. En este caso, los surcos no están tan claramente definidos, ya que el central es pequeño y muy irregular, y desde él irradian surcos más pequeños que complementan su desarrollo. La cúspide lingual es casi del mismo ancho que la vestibular. La diferencia principal entre las

superficies mesiales y distales se encuentra en el ángulo de inclinación de los rebordes marginales; además, el reborde marginal mesial es menos prominente que el distal.

Se observan diferencias en la raíz respecto del primer premolar, ya que posee un ápice redondeado y de longitud similar a la del primer premolar, pero es única y tiene una forma aplanada en sentido mesiodistal. A veces se pueden observar cúspides accesorias mesiales o distales en los premolares superiores, que son pequeñas protuberancias en los extremos de los surcos sagitales. Este rasgo se considera solamente cuando está completamente separado de las cúspides vestibulares y linguales. Es un rasgo fácilmente alterado por el desgaste dental, de allí su dificultad de estudio en poblaciones con alto grado de atrición dentaria.

El primer premolar inferior es el más pequeño de todos los premolares, motivo por el cual presenta una estructura similar al canino inferior, aunque con el ápice mucho más redondeado. La corona no es simétrica bilateralmente pues la vertiente cuspídea distal es más larga que la mesial. La superficie vestibular es más convexa que la del premolar superior en los tercios cervicales y medios. La corona se estrecha respecto a los otros premolares en el sentido lingual y la cresta triangular lingual de la cúspide vestibular está bien desarrollada. El surco marginal mesial no se extiende hacia dicha superficie y no se halla señalada por alguna concavidad mostrando una superficie es más redondeada. La zona distal presenta mayor extensión oclusal y la curvatura de la línea cervical es menor que en la zona mesial.

El segundo premolar inferior tiene una superficie coronal mayor que la del primer premolar inferior e incluso se pueden observar hasta tres cúspides desiguales. La cúspide vestibular es mucho más corta ya que las vertientes mesiales y distales conforman un ángulo más agudo. Las zonas de contacto mesiales y distales son más anchas. Otra diferencia observable es la mayor amplitud y longitud de la superficie lingual respecto a la del primer premolar inferior. Las dos cúspides linguales están separadas por el surco de desarrollo lingual y la mesiolingual es la mayor de ellas. El reborde marginal distal es de menor altura que el reborde mesial y en la superficie oclusal se pueden estructurar varias formas según la disposición de los surcos coronales. La forma más frecuente es la Y, pero se encuentran también descriptas las formas H y C. Finalmente, la raíz es más circular que la del primer premolar e incluso a veces se puede observar una bifurcación en el conducto radicular apical.

d. MOLARES

La corona de los molares presenta características típicamente bunodontes, con superficies cuadrangulares y facetas de contacto interproximal ubicadas sobre las superficies distales y mesiales. Las cúspides desplazadas sobre la región lingual son oclusalmente menos prominentes que su par vestibular correspondiente e incluso en ellas se suele observar un desgaste mucho más marcado. Vistas desde la cara oclusal, la superficie lingual de la corona es más claramente visible que su par vestibular.

En los molares superiores se observan las siguientes cúspides coronales:

- Protocono (epicono): cúspide 1, de ubicación mesolingual. Es la de mayor tamaño y la que primero observa síntomas de atrición.
- Paracono (eocono): cúspide 2, de ubicación mesiovestibular.
- Metacono (distocono): cúspide 3, de posición distovestibular. Es una cúspide bien desarrollada en los primeros y segundos molares. Puede estar ausente o muy poco desarrollada en los terceros molares. Algunos autores (*e.g.* Rodríguez Cuenca, 2003) clasifican la forma de la estructura de esta cúspide en una secuencia que va desde la ausencia absoluta hasta un metacono muy desarrollado.
- Hipocono (endocono): es la cúspide 4, de posición distolingual. Es la más pequeña, de estructura y aparición variable, y con tendencia a la reducción, principalmente en los segundos molares.

Dahlberg en 1951 fue el primer autor que organizó la secuencia gradacional de este carácter. Toma como patrón de referencia la estructura y el desarrollo comparativo de esta cúspide con el metacono, aunque otros autores han desarrollado y modificado la estructura de este carácter. Turner II et al. (1991) proponen un escala diferente de seis categorías, tomando como referencia la placa ASU UM hypocone. En la misma se establece la secuencia desde la ausencia total del rasgo hasta una cúspide de gran tamaño. Zoubov y Jaldeeva (1989, 1993) utilizan la escala de Dahlberg, le cambian la nomenclatura y no consideran alguna de las gradaciones descriptas por él.

Este rasgo es muy interesante para el estudio comparativo de grupos locales pues posee un amplio rango de variabilidad que incluye un arco observado entre el 13% y el 95%. Los valores más elevados, superiores al 90%, se hallan en individuos Daguestaníes, Jacazos, Nensis, Mongoles, Turkmenios, Tadjikos y Chukchis, y en un grupo de lituanos con valores superiores al 80%. Las frecuencias más bajas se

encuentran entre los aborígenes australianos, birmanos, melanesios, munda y oraonos de la India, con valores inferiores al 25% (Zoubov y Jaldeeva, 1993).

Según las teorías de Cope y Osborn (Scott, 2008), las cuales buscan explicar la evolución filogenética de la dentición, el protocono, el paracono y el metacono formarían el trígono más antiguo y estable de la matriz dentaria, mientras que el hipocono reemplazaría a la estructura dada en el molar tribosfénico llamada talón, que constituiría la estructura de aparición más reciente. Se podrían agregar a esta descripción dos cúspides más pequeñas, importantes en los estudios de análisis de las coronas dentarias, denominadas paracónulo (cúspide 5 de posición distal-medial) y metacónulo (cúspide 6 de posición distal).

Los molares superiores presentan tres raíces, dos de ellas orientadas vestibularmente y la otra dispuesta sobre la porción lingual. La mayor de ellas está aplanada, generalmente en sentido vestíbulolingual, ubicándose generalmente debajo del protocono y del hipocono; las otras dos, de menor tamaño, son mayormente redondeadas, se colocan sobre la superficie vestibular, una sobre la región mesial y la otra sobre la porción distal. La primera es más ancha y su forma recuerda la estructura de un cuchillo, mientras que la segunda es más redondeada y más pequeña. Por lo general el ápice radicular está orientado distalmente.

El primer molar anterior se caracteriza por tener una corona amplia. Su contorno presenta una estructura irregular en su cara oclusal, con cuatro cúspides bien desarrolladas. La diagonal mayor de la corona en su cara oclusal se orienta oblicuamente desde el ángulo mesiovestibular hacia el distolingual. Desde su cara vestibular se puede observar un angostamiento de la corona hacia el cuello, de manera tal que el diámetro mesiodistal mayor se ubica cerca de su tercio oclusal. La cara vestibular está compuesta por dos cúspides, el paracono, de ubicación mesiovestibular, y el metacono, de posición distovestibular. El paracono es una cúspide que presenta una estructura más ancha y redondeada, y ambas están separadas por el surco vestibular, el cual desemboca en la fosa vestibular. La cara lingual posee dos surcos que reciben los nombres según su ubicación (mesiolingual y distolingual). El protocono se ubica sobre la porción mesiolingual y es más ancho y largo que el hipocono, ubicado en la zona distolingual. Otro rasgo que puede aparecer a veces es una cúspide accesoria llamada *tubérculo de Carabelli*, la cual se ubica sobre la porción mesiolingual. En su lugar, puede en ocasiones manifestarse un surco llamado *surco lingual*. Esta estructura puede presentar muy diversas forma de desarrollo, ya sea desde una pequeña fosita hasta una cúspide claramente desarrollada. Zoubov y Jaldeeva (1989, 1993) proponen, siguiendo a K. Hanihara, una gradación simple, sin variantes adicionales tales como las fosas y los surcos. El análisis fenético para el rasgo de

Carabelli ha sido estudiado por la escuela rusa de antropología, la cual reúne los grados 2, 3, 4 y 5 de la propuesta inicial de Hanihara en un solo rasgo (fen) observable en el primer molar superior.

En este molar, el reborde marginal distal es más corto y menos prominente que el mesial. Las tres raíces están muy bien definidas y es muy raro observar la fusión entre sus partes. Butler (1937, 1939) y Dahlberg (1945), en su teoría morfogenética, explican que cada estructura particular de clase presenta su propio campo morfogenético especial, observándose que cada diente tiene todos los rasgos presentes de la clase correspondiente.

El segundo molar ocupa una posición intermedia entre el primero y el tercero, considerando su tamaño y su forma. El desgaste que suele observarse en este diente es de tipo mesial y distal, pero si existe agenesia del tercer molar se produce sólo sobre la cara mesial, ya que el desplazamiento posterior de esta pieza dentaria genera un comportamiento similar al observado en el tercer molar.

El tercer molar es el más pequeño de todos. Su forma es irregular, con un hipocono de aparición inconstante y estructura variable. Observa todo tipo de fusión radicular. Cuando este molar se reduce, la cúspide principal presente es el paracono. El ángulo distovestibular es mayor al mesiovestibular cuando se observa la fusión de sus raíces. Otra característica de esta pieza dentaria es que su desgaste suele ser exclusivamente de tipo mesial.

Los molares inferiores se caracterizan por poseer habitualmente cinco cúspides y coronas de forma cuadrangular o pentagonal, como así también dos raíces. Las cúspides vestibulares son más gruesas que las linguales y menos elevadas; el declive de la corona se orienta en sentido distal y el desgaste que se observa afecta más a las cúspides vestibulares que a las linguales. El diámetro mesodistal suele ser mayor que el vestíbulolingual. Las dos raíces están comprimidas en el eje mesodistal y se ubican debajo de las dos mitades de la corona, mientras que la orientación de los ápices radiculares se desarrolla en sentido distal.

Las cúspides de los molares inferiores son las siguientes:

- Protocónido (eocónido): cúspide 1, de posición mesiovestibular. Es la de mayor tamaño y también la de mayor desgaste.
- Metacónido (epicónido): cúspide 2, de posición mesiolingual.
- Hipocónido: es la cúspide 3 y su posición es distovestibular.

- Entocónido: es la llamada cúspide 4 y su posición es distolingual.
- Hipoconúlido (distostílido): es la quinta cúspide, de posición distal. De las cinco cúspides principales, es la más pequeña de todas.
- Sexta cúspide: es una cúspide accesoria de aparición variable, de posición distal.
- Séptima cúspide o tubérculo intermedio: cúspide de aparición variable ubicada en la zona lingual-medial.

Se observan tres molares por hemimandíbula inferior. El primer molar inferior presenta una corona amplia de forma cúbica con cinco cúspides bien desarrolladas, dos raíces largas y bien separadas entre sí. La raíz mesial es la más grande y tiene forma de espada corta, con una inclinación marcadamente distal. Este molar puede en ocasiones presentar tres raíces, siendo la tercera de ellas más pequeña y encorvada que las anteriores, ubicándose debajo del entocónido. Otra de las cúspides observadas en este molar (el metacónido) es más alta y estrecha, visualizada desde la cara mesial. El sistema de surcos longitudinales se orienta hacia la posición lingual, mientras que el surco vestíbulolingual se extiende sobre la cara vestibular, no observándose la prolongación del mismo hacia la zona lingual. Otra observación descripta en la corona es el mayor abultamiento que posee la cara vestibular sobre su homóloga lingual.

Las características del segundo molar inferior son intermedias respecto de los otros dos molares. El tercer molar presenta con frecuencia raíces encorvadas y fusionadas, siendo la corona más pequeña e irregular. Al igual que en el tercer molar superior, suele no observarse desgaste proximal distal.

En los molares inferiores se estudia el patrón de contacto de los surcos que separan las cúspides, lo cual ofrece información sobre el diagrama estructural que generan tres figuras distintas, denominadas Y, + y X. Cuando las cúspides 2 (metacónido) y 3 (hipocónido) hacen contacto, ese patrón se denomina Y o patrón Driopithecino, ya que es idéntico de aquel que se observa en los molares de los monos del Mioceno. En el patrón + contactan las cuatro cúspides principales (1 o protocónido, 2 o metacónido, 3 o hipocónido y 4 o entocónido). Por último, el patrón estructural X se observa en el contacto entre las cúspides uno y cuatro (protocónido y entocónido). Los patrones oclusales Y y + no han mostrado una regularidad estable en su distribución geográfica en la zona euroasiática, por lo que el carácter más útil como rasgo taxonómico para esta región del mundo pareciera ser el número de cúspides. Aparentemente, el patrón Y tendría tendencia a incrementar su frecuencia hacia el este. En esta estructura se observan todas las variantes en el número

de cúspides (cuatro, cinco o seis). La variabilidad de la frecuencia del patrón Y para el segundo molar está comprendida entre el 0 y el 30 %, hallándose su máximo hacia la región de Asia suroriental. Por otra parte, si se comparan las frecuencias del patrón X para el primer molar de los grupos euroasiáticos y se incluyen los molares con cuatro, cinco y seis cúspides, se observa que esta estructura se presenta en mayores frecuencias entre los grupos europeos. Este tipo es descrito por Jorgensen (Rodríguez Cuenca, 1999) y aparentemente es el criterio más informativo respecto a los rasgos basados en el patrón de surcos intercuspidales coronales. Es importante resaltar, de todas formas, que el patrón de distribución de los surcos va asociado generalmente a un determinado número de cúspides.

Los primeros molares inferiores tetracuspídeos presentan frecuencias muy bajas en el ámbito mundial. Su frecuencia máxima aparece en poblaciones de Finlandia (20,5 %) y Daguestan (20,3 %), y sus valores mínimos en poblaciones asiáticas (entre el 0 y el 4 %) y de África sub-sahariana (entre el 0 y el 5 %). En la Melanesia, Zoubov y Jaldeeva (1989) reportaron un promedio del 10,9 % para estas poblaciones de este rasgo.

Un rasgo interesante para tener en cuenta en los molares inferiores es la cresta distal del trigónido. Se han descripto en esta estructura del molar inferior tres rebordes definidos en tres posiciones distintas: una medial, otra marginal y una tercera distal. Esta cresta distal une la cresta distal del protocónido con la cresta axial del metacónido, o a dos crestas distales de las dos cúspides mencionadas. Otro rasgo interesante es la observación del segundo molar inferior tetracuspídeo. Este carácter tiene una baja correlación con el tipo tetracuspídeo del primer molar superior, hecho que puede parecer extraño, pero sin embargo ha sido largamente probado en muchos estudios previos. Este marcador es importante para distinguir poblaciones asiáticas de poblaciones europeas ya que presenta frecuencias muy bajas en los primeros y más altas en los segundos. Por último, el número de raíces en los molares inferiores también es un factor importante en el estudio de la antropología dental desde los trabajos de Tratman (1950) y de Turner II (1990) lo considera un excelente marcador para diferenciar grupos sinodontes de los sundadontes.

7. Breve reseña de la dicotomía clasificatoria Sinodonte y Sundadonte

En 1966, K. Hanihara describe el Complejo Dental Mongoloide (CDM) en función del análisis de rasgos discontinuos en piezas dentales deciduas, y posteriormente en dientes permanentes (Hanihara, 1968), hallando frecuencias similares (para ambos tipos de piezas dentales) en muestras de poblaciones japonesas, esquimales y nativo-americanas (Rodríguez Flórez, 2011). Los rasgos discontinuos empleados

por Hanihara para la definición del CDM son la presencia de incisivos centrales y laterales en forma de pala y la presencia de entoconúlido, metaconúlido, protostílido y pliegue acodado del metacónido, en los molares inferiores.

Por su parte, Zoubov (1968) y Zoubov y Jaldeeva (1989) elaboran una nueva clasificación para los patrones morfogenéticos dentarios. Ellos dividen la población mundial en dos complejos opuestos: el complejo dental oriental y el complejo dental occidental. El primero equivale al complejo dental mongoloide descrito por Hanihara, mientras que el segundo reúne a los complejos “caucasoide” y “negroide” del mismo autor (Rodríguez Cuenca, 2003).

Posteriormente, Turner (1990) subdivide el CDM en dos subgrupos, agrupando a las poblaciones del noreste de Asia y de América por un lado (Complejo Dental Sinodonte) y a las del sudeste de Asia por otro (Complejo Dental Sundadonte). Turner emplea la presencia de diferencias en las frecuencias relativas de aparición de 8 rasgos dentales discontinuos (en distintas propuestas del mismo autor, el número de rasgos varía entre 8 y 29) para agrupar las muestras de las distintas poblaciones analizadas. Las poblaciones con un patrón dental sinodonte se caracterizan por presentar elevadas frecuencias de incisivos superiores centrales en forma de pala, incisivos superiores laterales en forma de doble-pala, primeros premolares superiores uniradiculares, presencia de extensiones del esmalte en primeros molares superiores, terceros molares superiores reducidos, primeros molares inferiores tri-radiculares, presencia de pliegue acodado del metacónido en primeros molares inferiores y segundos molares inferiores con cinco cúspides (Turner, 1990). Por su parte, las muestras caracterizadas como sundadontes presentan bajas frecuencias de incisivos superiores centrales en forma de pala y de doble-pala en incisivos superiores laterales, bajas frecuencias de primeros premolares superiores uni-radiculares, baja frecuencia de extensiones del esmalte en primeros molares superiores, primeros molares inferiores bi-radiculares, frecuencias bajas de presencia de pliegue acodado del metacónido en primeros molares inferiores y frecuencias elevadas de segundos molares inferiores con cuatro cúspides (Scott e Irish, 2013).

Turner (1990) propone que la morfología sundadonte, comparativamente menos compleja que la sinodonte, representa la retención de una morfología dental ancestral, y que evoluciona hacia la sinodonte mediante la intensificación en la expresión de rasgos (pala y doble pala en incisivos superiores) y la presencia de caracteres derivados (primeros premolares superiores uniradiculares) (Turner, 1990; Rodríguez Cuenca, 2003). Matsumura y Hudson (2005) plantean una serie de críticas referidas a la génesis

del modelo Sinodonte-Sundadonte y a su utilidad para caracterizar las poblaciones sud-asiáticas, proponiendo retomar la clasificación previa de "Mongoloides" del sudeste de Asia.

En lo que refiere a las poblaciones americanas, Turner (1984) mide las semejanzas entre los tipos dentales de Asia y América, observando que las muestras analizadas presentan similitudes muy marcadas con el complejo dental sinodonte. Turner propone, mediante el empleo de la Medida Media de la Divergencia (MMD), tres grandes conjuntos poblacionales que habrían poblado América en oleadas sucesivas: a) el Paleoindio, que da origen a casi la totalidad de las poblaciones de nativos americanos (con excepción de las poblaciones Na-Dene y Aleutiano-Esquimal). Su origen se estima aproximadamente hace 14000 años AP en la cuenca del río Lena, al este del Lago Baikal, en los límites de la distribución de la cultura denominada por la arqueología como Diuktai; b) el grupo Na-Dene, constituido a partir de migraciones desde la gran costa noroccidental de Siberia, provenientes de la región ubicada entre las cuencas de los ríos Lena y Amur, hace unos 8800 años AP; y c) el grupo Aleutiano-Esquimal, el más reciente (aproximadamente desde 5000 años AP) y más similar a las poblaciones siberianas, de origen costero. En 1986, Greenberg, Zegura y el propio Turner publican una síntesis multidisciplinaria donde combinan los resultados de los estudios de dentición, lingüística y arqueología. Posteriormente, se suman los trabajos serogenéticos y de polimorfismos proteicos de Cavalli Sforza y colaboradores (1988-1994) que apoyaban este modelo tripartito, aunque daban al proceso migratorio una antigüedad mayor (32000 años de antigüedad para el primer poblamiento).

Sin embargo, trabajos más recientes de otros autores han cuestionado la visión homogénea que poseíamos acerca de la variabilidad morfo-dental propia de las poblaciones amerindias, caracterizadas dentro del complejo dental sinodonte, y del número y naturaleza de los procesos migratorios que dieron origen a las mismas. El estudio de muestras de Tierra del Fuego (Argentina y Chile) (Lahr y Haydenblit, 1995), México (Haydenblit, 1996), Brasil (Powell y Neves, 1998), Chile y Perú (Sutter, 2005) dan cuenta de la presencia de frecuencias de rasgos discontinuos definibles como sundadontas. Esto plantea la necesidad de cuestionar la validez de la aplicación de tal modelo en la caracterización de las poblaciones amerindias y de replantear como se comprende el proceso de poblamiento americano desde la antropología.

8. El análisis odontométrico. Sus bases y aplicaciones

En el ámbito de la antropología dental, los estudios sobre biodistancia han tenido una importancia creciente desde la década de 1980 (Hillson, 1986, 1996; Buikstra et al., 1990; Hillson et al., 2005). Esta

perspectiva de análisis tiene un importante potencial para identificar procesos migratorios y de interacción biológica (Kieser, 2008). Como ya fue mencionado previamente, numerosos estudios realizados con muestras de poblaciones contemporáneas indican que tanto el tamaño como la forma dental son variables altamente heredables, lo cual permite comprender las variaciones inter e intrapoblacionales principalmente en función de diferencias genéticas (Mayhall, 1992, 2000; Balciunienė y Jankauskas, 1993; Hillson, 1996; Larsen, 2000).

En general, las influencias ambientales en el tamaño y la forma dentales suelen ser relativamente pequeñas (Garn et al., 1965, 1979; Townsend y Brown, 1978; Townsend, 1980; Potter et al., 1983). Sin embargo, el tamaño y la forma dentales pueden verse influidos por diversos estresores como la insuficiencia placentaria, los niveles de salud de la madre, las situaciones de estrés fisiológico sufridas, etc. (Garn et al., 1979; Goodman et al., 1988). De todas formas, como los dientes son los elementos del sistema esqueletal-dentario que más tempranamente adoptan su forma definitiva, el período de tiempo en el que pueden verse afectados por factores ambientales es relativamente corto si se lo compara con los tejidos esqueletales (Brace, 1980).

Las medidas más usualmente utilizadas en la historia de la antropología dental para evaluar diferencias poblaciones y la magnitud del dimorfismo sexual son los diámetros mesiodistales (MD) y bucolinguales (BL) de las coronas. El diámetro mesiodistal puede ser entendido como la distancia existente entre los puntos de contacto del diente con sus vecinos o como el ancho máximo de la corona (Hillson, 1986, 1996; Mayhall, 1992, 2000; Hillson et al., 2005). Estas dos medidas pueden ser utilizadas para comparaciones de biodistancias en forma aislada o ser combinadas de diferentes formas. El *índice coronal* (BL/MD X 100) ofrece información sobre la forma de la corona, mientras que el *módulo coronal* (BL+MD/2) indica la masa. Por último, para dar cuenta de la superficie, otro valor utilizado es la *robusticidad* o *área coronal* (MD X BL). A su vez, la técnica fotográfica digital denominada *moiré fringe* ha sido aplicada más recientemente para evaluar diferencias en el contorno de la corona de hasta 50 micrones, y permite describir la topografía de los molares. Con este procedimiento es posible obtener medidas de las distancias entre diferentes puntos de la corona, especialmente entre las cúspides, y de la ubicación de ellas dentro de la superficie oclusal. La importancia de aplicar este procedimiento estriba en que las distancias entre cúspides se ven poco afectadas por el dimorfismo sexual, en comparación con las medidas dentales, lo cual permite incluir en las muestras analizadas dientes sueltos o pertenecientes a esqueletos de sexo indeterminado (Mayhall, 1992, 2000).

Además de estas medidas dentales tradicionalmente relevadas, se han incorporado más recientemente otras homólogas para el cuello dental, tomadas considerando los mismos procedimientos a la altura de la unión del cemento con el esmalte, con el objetivo de disponer de muestras de mayor tamaño ya que factores externos como la intensidad del desgaste dental y tafonómicos como el deterioro postdepositacional de la estructura del esmalte, pueden reducir significativamente la cantidad de coronas potencialmente analizables en cada muestra, mientras que la región cervical se ve mucho menos afectada (Hillson, 1996; Hillson et al., 2005; Kieser, 2008; Stojanowski, 2007; Fitzgerald y Hillson, 2008).

9. DIENTES Y FILOGENIA

Una de las bases metodológicas fundamentales de la antropología dental es el estudio de la morfología de los dientes, la cual permite caracterizar las poblaciones humanas en función de las frecuencias de precensia o ausencia de rasgos discontinuos y realizar comparaciones en función de los mismos (Hanihara, 1968; Dahlberg, 1971). Tales comparaciones permiten el establecimiento de relaciones biológicas a escala intra e interpoblacional (Matsumura y Hudson, 2005; Bollini et al., 2009), y con ello el estudio de las relaciones entre individuos de un mismo grupo, como así también con individuos de otras poblaciones, zonas geográficas o especies (Hanihara, 1992; Margvelashvili et al., 2013; Jiménez-Arenas et al., 2014). De esta manera el estudio de la dentición humana ha permitido develar patrones estructurales en paleopoblaciones, procesos evolutivos, uso instrumental de la dentición, paleodietas, comportamientos ceremoniales y de ornamentación; entre otras posibilidades. Los estudios sobre evolución humana se han nutrido de los importantes aportes que la antropología dental ha hecho al tema. Los trabajos de autores como Vallois, Weidenreich, Le Gros Clark y Gregory (Rodríguez Cuenca, 1989, 1999) dan un nuevo sentido y profundidad al entendimiento de los estudios de evolución y migraciones de las poblaciones humanas.

10. DENTICIÓN DE LOS HOMINOIDEOS

Dentro del orden de los primates se observan algunas características especiales de la dentición respecto a los mamíferos en general (Aiello y Dean, 1996):

- Todos los hominoideos tienen ocho incisivos permanentes, cuatro superiores y cuatro inferiores, o dos en cada cuadrante de la boca.
- Los caninos son grandes dientes en las esquinas de la boca, distales a los incisivos, que pueden picar el alimento y cuyo tamaño relativo es también importante para la estructura social de muchos grupos de animales, incluyendo los primates. Hay un sólo diente canino permanente en cada cuadrante de la boca.
- Los premolares son dientes de forma intermedia entre los caninos y molares. Comúnmente tienen dos cúspides (puntos alcanzados sobre la corona), por lo que se denominan dientes bicúspides. Hay dos premolares en cada cuadrante de la boca, usualmente llamados primero y segundo premolar. De todas formas, como la fórmula dental de los simios es derivada de la general de mamíferos por pérdida de dientes y, en particular, por pérdida de los primeros dos premolares, en el orden de los primates son también frecuentemente referidos como tercer y cuarto premolar.
- Los molares tienen una superficie oclusal expandida, con más cúspides que los premolares, para prensar y moler comida. Hay tres molares permanentes en cada cuadrante de la boca de los hominoideos. Los molares tienen la morfología más complicada de toda la dentición y su superficie oclusal esta caracterizada por cúspides que se proyectan notoriamente desde esta superficie, las cuales están conectadas por crestas de esmalte o separadas por fisuras que corren alrededor de la base de las cúspides.

11. DIENTES DECIDUALES DE LOS HOMINOIDEOS

Los primates tienen dos generaciones de dientes en el transcurso de la vida, y por eso se los denomina difiodontes. Las pequeñas mandíbulas inmaduras no son lo suficientemente grandes para acomodar los dientes permanentes por algún tiempo, y es así como los dientes deciduales desarrollan una oclusión funcional mientras los dientes permanentes están desarrollándose en las mandíbulas en crecimiento. Una función secundaria de los dientes deciduales es actuar como guía para alinear al desarrollo

de los permanentes por debajo de ellos, como así también mantener el espacio en las mandíbulas para la sucesión de los dientes que erupcionan más tarde. Los dientes permanentes siempre comienzan a desarrollarse sobre el lado lingual de los deciduales en las mandíbulas o, en el caso de premolares, entre las raíces extendidas de los molares deciduales. Los pequeños agujeros en el hueso alveolar sobre la cara lingual de los dientes deciduales, se conocen como canales gubernaculares (del latín, *gubernaculum*, rueda o timón). Estos marcan la trayectoria de una banda fibrosa que conecta el germen del diente permanente al epitelio oral lingual, el cual posiblemente ayuda a guiar la pieza permanente durante el proceso de erupción.

Además de ser más pequeños y de menor cantidad que sus sucesores permanentes, existen varios aspectos morfológicos que distinguen a los dientes deciduales (Aiello y Dean, 1996):

- El esmalte es más blanco, blando y delgado.
- Las coronas son bulbosas y presentan márgenes cervicales prominentes, los cuales tienden a extenderse alrededor del diente en el mismo plano horizontal (son menos sinuosas). Tienen usualmente cúspides más agudas cuando no están desgastados.
- Las raíces son más claras y más cortas.
- Las raíces de los dientes deciduales anteriores son proporcionalmente más grandes que las de los permanentes anteriores en relación con la altura de sus coronas.
- Las raíces de los molares deciduales están ampliamente biseladas y cada una aparece directamente desde el cérvix, siendo de pequeño tamaño el área radicular común a partir de la cual las mismas divergen. Las cámaras pulpares de los dientes deciduales son más grandes que las de los permanentes en relación con el tamaño de las coronas.
- En general, los dientes deciduales muestran menor variación morfológica.

Todas las coronas de los incisivos deciduales son redondeadas en su margen distal incisal y más cuadradas y filosas en su margen mesial. Sorprendentemente, las coronas de los incisivos deciduales centrales superiores son más anchas y más altas, al igual que las de los laterales superiores, aunque en este caso tienen un borde incisal marcadamente inclinado y menos alto en el margen incisal distal que en el medial. Los incisivos inferiores son más pequeños que los superiores y las coronas de los incisivos centrales son las de menores dimensiones, de manera que es posible distinguirlos de los laterales superiores por el gran tamaño de la corona distal de la corona sobre la raíz siguiendo la curva del arco dental. Por último, las

raíces de los incisivos deciduales son más redondeadas en sección transversal que las de los permanentes, especialmente al compararlos con los inferiores.

Las coronas de los caninos deciduales son bulbosas, principalmente en el margen cervical, y de aspecto cónico, siendo las raíces más grandes en proporción a las alturas de las coronas. El ápice de la cúspide en los caninos superiores está simétricamente posicionada a mitad de camino entre las caras mesial y distal de la corona. Sin embargo, frecuentemente se observa una tendencia en el canino superior a tener una inclinación incisal mesial mayor, lejos de la cúspide de la corona, y presentar así una estructura asimétrica. La corona del canino decidual inferior es más delgada y más pequeña que en el superior, y tiene una inclinación distal elongada lejos de la punta de la cúspide, que la distingue de la corona del canino decidual superior.

El primer molar superior tiene dos cúspides bucales separadas de otras dos palatinas por una línea media formada por una fisura profunda. Hay usualmente cuatro cúspides en total, pero las distales pueden ser diminutas y las distopalatinas pueden ocasionalmente estar ausentes. El aspecto mesiobucal de la corona de ambos molares superiores e inferiores está caracterizado por una protuberancia pronunciada conocida como tubérculo molar de Zuckerkandl. Todos los molares superiores, permanentes y deciduales, tienen tres raíces (a pesar de que algunas o todas pueden estar fusionadas). Es común ver áreas de resorción sobre el aspecto interior de las raíces de los molares, resultado de la presión del premolar en desarrollo. El primer molar superior es ancho bucolingualmente, sin embargo el inferior es estrecho en ese sentido y elongado mesiodistalmente. Las dos cúspides bucales apoyan en el eje medio-sagital del primer molar inferior, de manera que la superficie bucal se inclina abruptamente desde el cervix al ápice de las cúspides. Dos pequeñas cúspides yacen sobre ambos lados, lingual y mesial, del diente. Cuando no se usan, pueden ser extremadamente puntiagudas (como estiletes) y ocasionalmente aún más altas que la cúspide mesiobucal, la cual es, usualmente, la más alta. Como en el primer molar superior, hay un tubérculo mesiobucal pronunciado. Dos raíces ampliamente divergentes, una mesial y la otra distal, aparecen directamente desde el cervix (Aiello y Dean, 1996).

Los segundos molares deciduales superiores se asemejan a los primeros permanentes superiores por la morfología general de la corona, pero su estructura es más redondeada y bulbosa. Estos dientes poseen una protuberancia mesiobucal pequeña y tres raíces ampliamente divergentes. También se caracterizan por la incidencia variable de una cúspide extra sobre el borde mesiopalatino del protocono,

conocida como tubérculo de Carabelli, la cual se halla también presente con una incidencia alta (50-70% en las poblaciones europeas) en los primeros molares permanentes.

12. PALABRAS FINALES

El potencial de la antropología dental para la caracterización de procesos biológicos y culturales está siendo aprovechado de forma cada vez más sistemática en el marco de las investigaciones bioantropológicas a nivel mundial. Las líneas de análisis resumidas en este capítulo han permitido mejorar significativamente el conocimiento tanto sobre la interacción del sistema masticatorio con el medioambiente como de las prácticas socioculturales que impactan en él (ver también Suby et al., en este volumen). Además, se ha constituido como un generador primario de información morfológica de base para delinear tanto las relaciones filogenéticas interespecíficas como la proximidad biológica entre las poblaciones de humanos modernos. Específicamente en Latinoamérica, los análisis enmarcados dentro de la antropología dental se han multiplicado y profundizado en las últimas dos décadas (Rodríguez Flórez, 2003; Bernal y Luna, 2011), lo cual implicó un aumento del impacto a nivel internacional y vislumbra expectativas de un desarrollo futuro muy importante dentro de esta línea de trabajo. Las investigaciones actuales deberán incorporar con mayor profundidad las innovaciones metodológicas generadas recientemente, así como también continuar implementando viejas técnicas en el marco de modelos explicativos modernos. De esta manera, la disciplina podrá continuar ofreciendo explicaciones cada vez más refinadas a propuestas interpretativas tanto propias como de otras ramas de la ciencia.

AGRADECIMIENTOS

Los autores de este capítulo desean agradecer a los editores por su invitación a participar del contenido de este libro.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Aiello L, Dean C. 1996. An introduction to human evolutionary anatomy. Londres: Academic Press.

Balciunienė I, Jankauskas R. 1993. Odontometry of Lithuanian paleopopulations. Anthropol Anz 51 (1): 31-39.

Barrientos G, L´Heureux L. 2001. Determinación de la edad de muerte a través del análisis de la altura total de la corona dental en muestras del Holoceno temprano del Sudeste de la Región Pampeana. Rev Arg Antropol Biol 3(1):7-21.

Bass WM. 1986. Human osteology. A laboratory and field manual of the human skeleton. Tennessee: Missouri Archaeological Society.

Bermúdez de Castro JM, Martinón-Torres M, Sier MJ, Martín-Francés L. 2014. On the variability of the Dmanisi mandibles. PLoS ONE 9(2):e88212. doi:10.1371/journal.pone.0088212.

Bernal V, Luna L. 2011. The development of dental research in Argentinean biological anthropology: current state and future perspectives. HOMO. J Comp Hum Biol 62:315-327.

Bollini GA, Rodríguez-Flórez CD, Colantonio SE. 2009. Dental non-metric traits in a pre-conquest sample "Calchaqui" from Argentina, South America. Int J Morphol 28(1):1063-1067.

Bollini AG, Rodríguez-Flórez CD, Colantonio SE. 2010. Morfología dental en una muestra de cráneos humanos de Pampa Grande, Argentina. Int J Morphol 28(3):685-696.

Brace C. 1980. Australian tooth-size clines and the death of a stereotype. Curr Anthropol 21(2):141-164.

Bramblett CA. 1988. The anatomy and biology of the human skeleton. Texas: ADM University Press, College Station.

Brothwell DR. 1987. Desenterrando huesos. La excavación, tratamiento y estudio de restos de esqueleto humano. México: Fondo de Cultura Económica.

Buikstra J, Frankenberg S, Konigsberg L. (1990) Skeletal biology distance studies in American physical anthropology: recent trends. Am J Phys Anthropol 82:1-7.

Buikstra J, Ubelaker D. 1994. Standards for data collection from human skeletal remains. Faytteville, Arkansas: Arkansas Archaeological Survey Research Series No. 44.

Butler P. 1937. Studies in the mammalian dentition-and of teeth of Centetes ecaudatus and its allies. Proceedings of the Zoological Society, London, B 107:103-132.

Butler P. 1939. Studies in the mammalian dentition-and of differentiation of the postcanine dentition. Proceedings of the Zoological Society, London, B 109:1-36.

Carpenter JC. 1976. A comparative study of metric and non-metric traits in a series of modern crania. Am J Phys Anthrop 45:337-344.

Cavalli-Sforza LL, Menozzi P, Piazza A. 1994. The history and geography of human genes. Princenton: Princenton University Press.

Cavalli-Sforza LL, Piazza A, Menozzi P, Mountain J. 1988. Reconstruction of human evolution: bringing together genetic, archaeological, and linguistic data. Proc Nat Acad Sci USA 85:6002-6006.

Corruccini RS. 1974. An examination of the meaning of discrete traits for human skeletal biological studies. Am J Phys Anthrop 40:425-446.

Dahlberg A. 1945. The changing dentition of man. J Am Dent Assoc 32:676-690.

Dahlberg A. 1951. The dentition of the American Indians. En: Laughlin WS, editor. Papers on the Physical Anthropology of the American Indians. Nueva York: The Viking Fund, Inc. p 138-176.

Dahlberg A. 1971. Dental morphology and evolution. Chicago: University of Chicago Press.

Dahlberg A, Mikkelsen O. 1947. The shovel- shaped character in the teeth of the Pima Indians. Am J Phys Anthropol 5:234-235.

Delgado C. 1996. Atrición dental: un método para la estimación de edad al morir en la población muisca. En: Enciso CB, Therrien M, editores. Bioantropología de la sabana de Bogotá, siglos VIII a XVI dC. Bogotá: Instituto Colombiano de antropología. p 111-143.

Devoto FCH. 1971. Shovel-shaped incisors in Pre Columbian Tastilian Indians. J Dent Res 50:168.

Edgcomb K, BeGole E, Evans C, Johnson B, Luan X. 2011. Prevalence of short dental roots in four ethnic groups in an orthodontic population. Dent Anthropol 24(1):11-15.

Fitzgerald C, Hillson S. 2008. Alternative methods of assessing tooth size in Late Pleistocene and Early Holocene hominids. En: Irish JD, Nelson GC, editors. Technique and application in dental anthropology. Cambridge: Cambridge University Press. p 364-388.

FitzGerald CM, Rose JC. 2008. Reading between the lines: dental development and subadult age assessment using the microstructural growth markers of teeth. En: Katzenberg MA, Saunders SR, editores. Biological anthropology of the human skeleton. Nueva York: Wiley-Liss. p 237-264.

Flower WH. 1885. On the Size of the Teeth as a Character of Race. Journal of the Anthropological Institute of Great Britain and Ireland 14:183-187.

Fuchs ML. 2010. Alimento vs. Herramienta. Patrones culturales en el desgaste dentario del sitio Chenque I, Parque Nacional Lihué Calel, provincia de La Pampa. En: Berón M, Luna L, Bonomo M, Montalvo C, Aranda C, Carrera Aizpitarte M, editores. Mamül Mapu: pasado y presente desde la arqueología pampeana. Buenos Aires: Editorial Libros del Espinillo. p 181-191.

García Sívoli C. 2009. Estudio diacrónico de los rasgos dentales en poblaciones del Mediterráneo Occidental: Mallorca y Cataluña. Barcelona: Universitat Autónoma de Barcelona.

Garn S, Lewis A, Kerewsky R. 1965. Genetic, nutritional and maturational correlates of dental development. J Dent Res 44:228-242.

Garn S, Lewis A, Kerewsky R. 1968a. Relationship between buccolingual and mesiodistal crown diameters. J Dent Res 47:495.

Garn S, Lewis A, Walenga A. 1968b. Crown size profile pattern comparisons of 14 human populations. Arch Oral Biol 13:1235-1242.

Garn S, Osborne R, McCabe K. 1979. The effect of prenatal factor son crown dimensions. Am J Phys Anthropol 51:665-678.

Goaz PW, Miller MC. 1966. A preliminary description of the dental morphology of the Peruvian Indians. J Dent Res 45:106-119.

Goodman A, Brooke Thomas R, Swedlung A, Armelagos G. 1988. Biocultural perspectives on stress of prehistoric, historical and contemporary population research. Y Phys Anthropol 31:169-202.

Greenberg JH, Turner II CG, Segura SL. 1986. The Settlement of the Americas: A comparison of the linguistic, dental, and genetic evidence. Current Anthrop. 27:477-497.

Haydenblit R. 1996. Dental Variation among Four Prehispanic Mexican Populations. Am J Phys Anthropol 100:225-246.

Hanihara K. 1966. Mongoloid dental complex in the decidouous dentition. Zinrulgaku Zassi 7: 9-20.

Hanihara K. 1968. Mongoloid dental complex in the permanent dentition. Proceedings of the VIIIth International Symposium of Anthropological and Ethnological Sciences. Tokyo and Kyoto: Science Council of Japan. p 298-300.

Hanihara T. 1990. Dental anthropological evidence of affinities among the Oceania and the Pan-Pacific populations: the basic populations in East Asia, II. J Anthrop Soc Nippon 98:233-246.

Hanihara T. 1992. Biological relationships among Southeast Asian, jomonese, and the pacific populations as viewed from dental characters. The basis populations in East Asia, X. J Anthrop Soc Nippon 100(1):53-67.

Hanihara T, Ishida H. 2005. Metric dental variation of major human populations. Am J Phys Anthropol 128:287-298.

Hillson S. 1986. Teeth. Cambridge Manuals in Archaeology. Cambridge: Cambridge University Press.

Hillson S. 1996. Dental Anthropology. Cambridge: Cambridge University Press.

Hillson S, FitzGerald C, Flinn H. 2005. Alternative dental measurements: proposals and relationships with other measurements. Am J Phys Anthropol 126:413-426.

Hollinshead WH. 1983. Anatomía para cirujanos dentistas. México: Hada Harper & Row Latinoamericana.

Höltta P, Nystrom M, Evalahti M, Alaluusua S. 2004. Root-crown ratios of permanent teeth in a healthy Finnish population assessed from panoramic radiographs. Eur J Orthod 26:491-497.

Jiménez-Arenas JM, Pérez-Claros JA, Aledo JC, Palmqvist P. 2014. On the relationships of postcanine tooth size with dietary quality and brain volume in primates: implications for hominin evolution. BioMed Research International Volume 2014. Article ID 406507. http://dx.doi.org/10.1155/2014/406507.

Kelley M, Larsen CS. 1991. Advances in dental anthropology. Nueva York: Wiley-Liss.

Khudaverdyan AY. 2013. Non-metric dental analysis of a Bronze Age population from the Armenian Plateau. Anthropol Rev 76(1):63-82.

Kieser J. 2008. Human adult odontometrics. The study of variation in adult tooth size. Cambridge: Cambridge University Press.

Lahr MM, Haydenblit R. 1995. Traces of Ancestral Morphology in Tierra del Fuego and Patagonia. Am J Phys Anthropol Suppl 20:128.

Larsen CS. 2000. Bioarchaeology. Interpreting behavior from the human skeleton. Cambridge: Cambridge University Press.

Lease L, Sciulli, P. 2005. Brief communication: discrimination between European-American and African-American children based on deciduous dental metrics and morphology. Am J Phys Anthropol 126:56-60.

Luna L. 2006. Evaluation of uniradicular teeth for age-at-death estimations in a sample from a Pampean hunter-gatherer cemetery (Argentina). J Arch Sci 33:1706-1717.

Luna L. 2008. Estructura demográfica, estilo de vida y relaciones biológicas de cazadores-recolectores en un ambiente de desierto. Sitio Chenque I (Parque Nacional Lihué Calel, provincia de La Pampa). BAR International Series 1886. Oxford: Archaeopress.

Luna L. 2012. Validación de métodos para la generación de perfiles de mortalidad a través de la dentición. Su importancia para la caracterización paleodemográfica. Rev Arg Antropol Biol 14:33-51.

Margvelashvili A, Zollikofer CPE, Lordkipanidze D, Peltomäki T, Ponce de León MS. 2013. Tooth wear and dentoalveolar remodeling are key factors of morphological variation in the Dmanisi mandibles. PNAS 110(43):17278-17283.

Matsumura H, Hudson M. 2005. dental perspectives on the population history of Southeast Asia. Am J Phys Aanthropol 127:192-209.

Mayhall J. 1992. Techniques for the study of dental morphology. En: Saunders S, Katzenberg M, editores. Skeletal biology of past peoples: research methods. Nueva York: Wiley-Liss. p 59-78.

Mayhall J. 2000. dental morphology: techniques and strategies. En: Katzenberg M, Saunders S, editores. Biological anthropology of the human skeleton. Nueva York: Wiley-Liss. p 103-134.

Morin E. 1988. Articular los saberes. Buenos Aires: Editorial Universidad del Salvador.

Moorrees, CFA. 1957. The Aleut dentition, a correlative study of dental characteristics in an eskimoid people. Cambridge: Harvard University Press.

Musaubach MG. 2012. Potencialidad de estudios arqueobotánicos sobre tártaro dental de cazadores recolectores de la provincia de La Pampa, Argentina. Rev Arg Antropol Biol 14:105-113.

Naylor JW, Miller WG, Stokes GJ, Stott GG. 1985. Cemental annulation enhacement: a technique for age determination in man. Am J Phys Anthropol 68(2):197-200.

Olivier G. 1960. Practique anthropologique. Paris: Vigot Freres.

Pedersen PO, Thyssen H. 1942. Den cervicale emaljerands forlob hos Eskimoer. Odontolontologisk Tidskrift 50:444-492.

Pertuz A, Rojas MP. 1998. Desarrollo del tercer molar mandibular y su relación con la edad cronológica en una población masculina de Santa Fé de Bogotá. Postgrado en antropología Forense. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

Pompa J. 1990. Antropología dental. Aplicación en poblaciones prehispánicas. Serie antropología Física. México DF: Instituto Nacional de antropología e Historia.

Potter R, Rice J, Dahlberg A, Dahlberg T. 1983. dental size traits within families: path analysis for first molar and lateral incisor. Am J Phys Anthropol 61:283-289.

Powell JF, Walter AN. 1998. Dental Diversity of Early New World Populations: Taking a Bite Out of the Tripartite Model. Am J Phys Anthropol Suppl 26:179-180.

Ramey Burns K. 2008. Manual de antropología Forense. Barcelona: Editorial Bellaterra.

Rodríguez Cuenca JV. 1989. Introducción a la antropología dental. Cuadernillo de antropología 19. Santa Fe de Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

Rodríguez Cuenca JV. 1994. Introducción a la antropología forense. Análisis e interpretación de restos óseos humanos. Bogotá: Anaconda Editores.

Rodríguez Cuenca JV. 1999. Avances de la antropología dental en Colombia. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

Rodríguez Cuenca JV. 2003. Dientes y diversidad humana. Avances de la antropología dental. Bogotá: Editora Guadalupe Ltda.

Rodríguez Flórez CD. 2003. antropología dental en Colombia. Comienzos, estado actual y perspectivas de investigación. Antropo 4:17-27.

Rodríguez-Flórez CD. 2011. Relaciones biológicas entre poblaciones humanas prehispánicas de Colombia a través de rasgos no métricos de la morfología dental. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba – Argentina. Inédito.

Scott GR. 2008. Dental morphology. En: Katzenberg MA, Saunders SR, editores. Biological anthropology of the human skeleton. Nueva York: Wiley-Liss. p 265-298.

Scott GR, Irish JD. 2013. Anthropological Perspectives on Tooth Morphology: Genetics, Evolution, Variation. Cambridge: Cambridge University Press.

Smith TM, Tafforeau P, Reid DJ, Pouech J, Lazzari V, Zermeno JP, Guatelli-Steinberg D, Olejniczak AJ, Hoffman A, Radovcić J, Makaremi M, Toussaint M, Stringer C, Hublin JJ. 2010. Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals. PNAS 107(49):20923-20928.

Steele G, Bramblett C. 1989. The anatomy and biology of the human skeleton. Texas: Texas University Press.

Stojanowski C. 2007. Comment on ‘‘Alternative dental Measurements’’ by Hillson et al. Am J Phys Anthropol 132:234-237.

Suby J, Luna L, Aranda C, Flensborg G. Palepatología: interpretaciones actuales sobre la salud en el pasado. En este volumen.

Sun C, Xing, S, Martín-Francés L, Bae C, Liu L, Wei G, Liu W. 2014. Interproximal grooves on the Middle Pleistocene hominin teeth from Yiyuan, Shandong province: new evidence for tooth-picking behavior from eastern China. Quat Int. doi:10.1016/j.quaint.2014.03.008. En prensa.

Sutter RC. 2005. The Prehistoric Peopling of South America as Inferred from Genetically Controlled Dental Traits. Andean Past 7: 183-217.

Toribio Suarez LR, Rubén Quezada M, Rivero de la Calle M. 1995. Identificación del sexo y el grupo racial por dimensiones dentarias. Estudios de antropología Biológica 5:23-32. UNAM, México.

Townsend G. 1980. Heritability of deciduous tooth size in Australian aboriginals. Am J Phys Anthropol 53:297-300.

Townsend G, Brown T. 1978. Heritabilities of permanent tooth sizes. Am J Phys Anthropol 49:497-502.

Townsend G, Dempsey P, Brown T. 1994. Teeth, genes and the environment. Perspectives in Human Biology 4:35-46.

Tratman EK. 1950. A comparison of the teeth of people, Indo-European racial stock with the Mongoloid racial stock. Dent Res 70:63-88.

Turner II CG. 1984. Advances in the Dental Search for Native American Origins. Acta Anthropogenetica 8(1-2):23-78.

Turner II CG. 1990. Major features of sudadonty and sinodonty, including suggestions about East Asian microevolution, population history and late pleistocene relationships with Australian aboriginals. Am J Phys Anthropol 82:295-317.

Turner II CG. 1992. Microevolution of East Asían and European populations: a dental perspectives. En: Akazawa T, Aoki K, Kimura T, editores. The evolution and dispersal of modern humans in Asia. Tokyo: Hokusen-Sha Pub.Co. p 415-438.

Turner II CG, Nichol CR, Scott GR. 1991. Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition: the Arizona state university dental anthropology system. En: Kelley MA, Larsen CS, editores. Advances in dental anthropology. Nueva York: Wiley-Liss Inc. p 13-31.

Vodanovic M, Demo Z, Njemirovskij V, Keros J, Brkic´H. 2007. Odontometrics: a useful method for sex determination in an archaeological skeletal population? J Arch Sci 34:905-913.

White TD, Folkens PA. 2005. The human bone manual. Londres: Elsevier Academic Press.

Zoubov AA. 1968. Odontología. Metódica de las investigaciones antropológicas. Moscú: Nauka Press.

Zoubov AA. 1997a. El concepto de antropología dental. Taller de peritación antropológica (antropología dental). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

Zoubov AA. 1997b. Metodología para el registro y estudio de los caracteres dentales morfogenéticos. Taller de peritación antropológica (antropología dental). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

Zoubov AA. 1998. La antropología dental y la práctica forense. Revista Maguaré 13:243-252.

Zoubov AA, Jaldeeva NL. 1989. La odontología en la antropología contemporánea. Moscú: Nauka Press.

Zoubov AA, Jaldeeva NL. 1993. La odontología en la antropofenética. Moscú: Nauka Press.

Zoubov AA, Nikityuk BA. 1978. Prospects for the application of dental morphology in twin type analysis. J Hum Evol 7:519-524.

CAPÍTULO 23. EVOLUCIÓN, DESARROLLO Y SALUD. UNA HISTORIA DE LIMITACIONES, DISYUNTIVAS Y COMPROMISOS.

NEPOMNASCHY, PABLO A[1], NÚÑEZ-DE LA MORA ALEJANDRA[2], NAZANIN MOHTADI[3]

[1] Simon Fraser University. Canada. pablo_nepomnaschy@sfu.ca
[2] Universidad Veracruzana. México. alejandra.nunez@uclmail.net
[3] Simon Fraser University.nmohtadi@sfu.ca

"Cada uno es como Dios le hizo, y aún peor muchas veces."

Miguel de Cervantes Saavedra

1. INTRODUCCIÓN

Cuando hablamos de evolución, los seres humanos solemos solazarnos con sus resultados; tenemos un cerebro prodigioso, somos inteligentes, creativos y poseemos un lenguaje complejo. A diferencia de otros mamíferos, podemos caminar erguidos, tenemos poco pelo corporal y manos habilidosas gracias a sus pulgares oponibles. ¡No podemos quejarnos de nuestro cuerpo!

¿O sí?

Si bien nuestro cuerpo está formado por sistemas sofisticados y estructuras complejas, es innegable que estos distan mucho de funcionar a la perfección. Diabetes, disfunciones cardiovasculares, estrés, infecciones, alergias, dificultades reproductivas y una vejez achacosa son parte de una larga lista de padecimientos humanos. La pregunta obvia e inevitable es: ¿Por qué pese a millones de años de selección natural el cuerpo humano es tan vulnerable? He aquí una de las grandes preguntas dentro de las ciencias de la salud. En este capítulo vamos a explorar brevemente algunas de las propuestas que la Medicina Evolutiva ha ofrecido como respuesta a esa pregunta.

2. MEDICINA EVOLUTIVA

"En biología nada tiene sentido si no es a la luz de la evolución"
Theodosius Dobzhansky

La Medicina Evolutiva es una disciplina nueva que utiliza el paradigma darwiniano para estudiar los procesos asociados con la salud y enfermedad humanas. El origen formal de la disciplina fue la publicación, en 1991, de "The Dawn of Darwinian Medicine" (El amanecer de la Medicina Darwiniana) (Williams y Nesse 1991). En este icónico artículo, Randolph Nesse y George Williams propusieron incorporar los marcos teóricos de los campos de la evolución y la ecología al estudio de la ciencia de la salud. Tradicionalmente, las ciencias médicas se han enfocado en investigar las llamadas causas **próximas** de los problemas de salud a través de un enfoque mecanicista orientado a responder preguntas de la categoría '*¿Cómo?*'*:* ¿Cómo responde el cuerpo ante una fractura, el estrés psicológico o una infección?, seguidas de: ¿Cómo solucionamos el problema? La Medicina Evolutiva amplía dicho enfoque y genera preguntas relacionadas con las causas **últimas** de los fenómenos biológicos que son la base de la salud. *¿Por qué* el cuerpo responde de la manera que lo hace ante una quebradura, el estrés psicológico o una infección*?* (Ver recuadro, **Causas próximas y últimas**). Así, la Medicina Evolutiva produce información complementaria a aquella generada desde el enfoque clínico tradicional, la cual puede utilizarse en el desarrollo de estrategias preventivas y tratamientos nuevos o el mejoramiento de los ya existentes (Chakravarthy y Booth 2004; Eaton et al. 1988).

A poco más de dos décadas de su formalización, y gracias en parte al apoyo obtenido desde la antropología, esta disciplina ha logrado posicionarse de manera prominente en el campo de la salud, con un incremento sostenido de trabajos publicados, la creación de una revista arbitrada (Eaton et al. 2002; LongoyFinch 2003; McKennayMosko 1994; Merlo et al. 2006; Nesse et al. 2010; Nesse y Stearns 2008; Trevathan et al. 1999; Trevathan et al. 2008; Wallace 2007; Wander et al. 2009), la ampliación de la planilla docente de numerosas universidades en varias partes del mundo y la incorporación de contenidos sobre ecología, evolución y antropología en las currículas académicas de sus programas de Medicina y Salud Pública.

3. TEORÍA DE LA HISTORIA DE VIDA Y SALUD…O FALTA DE ELLA.

“En la cruzada hay peligros,pero ni aun esto me aterra:
yo ruedo sobre la tierraarrastrao por mi destino;
y si erramos el camino...no es el primero que lo erra.
Miguel Hernandez en “El Gaucho Martin Fierro”

La Medicina Evolutiva propone que el origen de tanto nuestras fortalezas como de nuestras vulnerabilidades en términos de salud puede encontrarse en la evolución de la historia de vida humana, una historia de limitaciones, disyuntivas y compromisos constantes. De acuerdo con la ***teoría de la historia de vida*** todo organismo debe dividir los recursos de los que dispone en tres funciones biológicas vitales: crecimiento, mantenimiento y reproducción. Dado que los recursos son siempre limitados, lo invertido en una de estas funciones no puede ser invertido en las otras dos, por lo que cada decisión implica un compromiso. La proporción de recursos destinados a cada una de estas funciones varía en cada etapa de la vida de acuerdo al cronograma de desarrollo de cada especie, las necesidades de cada estadio, la disponibilidad de recursos en cada momento así como el sexo del individuo y los desafíos que este enfrente. La sumatoria de dichos desafíos afecta el desarrollo de cada sistema biológico y a su vez, se convierte en un factor determinante de la salud de un individuo a lo largo de su vida (Stearns 2012).

a. LIMITACIONES, DISYUNTIVAS Y COMPROMISOS DESDE EL ORIGEN

"El que va demasiado aprisa llega tan tarde como el que va muy despacio."

William Shakespeare en Romeo y Julieta

Los cronogramas de las historias de vida de la mayoría de las especies presentan cierta plasticidad, lo que permite a los organismos ajustar su velocidad y estrategia de desarrollo a la disponibilidad de recursos y a los desafíos que encuentren. La plasticidad de estos procesos es el resultado de fuerzas de selección natural, e incluye no sólo cambios en la velocidad de desarrollo sino también cambios morfológicos, fisiológicos y de conducta. Cuanto más plástico es un organismo mayor es su capacidad para adaptarse al ambiente y su probabilidad de sobrevivir desafíos. Esta plasticidad, sin embargo, tiene costos. Algunos de los cambios fenotípicos que permiten a un individuo sobrevivir a desafíos tempranos durante su desarrollo son irreversibles y pueden afectar su capacidad para responder a desafíos posteriores.

El estudio de estos compromisos y sus costos en términos de salud y mortalidad, es la base de un campo de investigación conocido como DOHaD, por su nombre en inglés: *Developmental Origins of Health and Disease* (Salud y enfermedad, sus orígenes durante el desarrollo). Este campo tiene sus orígenes en

los estudios epidemiológicos de David Barker quien observó que en Gran Bretaña la distribución geográfica de las tasas de mortalidad infantil coincidía con la distribución de mortalidad por problemas cardiovasculares años después (Barker 1990). Barker, descubrió que en las zonas industriales y agrícolas más pobres, ambas tasas eran las más altas. El análisis de registros prenatales reveló una relación directa entre bajo peso al nacer y elevado riesgo de cardiopatías en la vida adulta, apuntando a las condiciones durante el embarazo como principales mediadores de la relación. Asociaciones similares han sido documentadas repetidamente en diversas poblaciones (Barker 1990; Barker 1995; Barker et al. 1993; Lackland et al. 2000).

Para explicar estas observaciones, Hales y Barker (1992) desarrollaron la '***hipótesis del fenotipo frugal***' (en inglés, *thrifty phenotype hypothesis*), la cual propone que bajo condiciones energéticas limitadas en útero, se desarrolla un fenotipo más eficiente en el uso de los recursos energéticos durante la vida postnatal. El crecimiento fetal depende, entre otras cosas, de insulina y del factor de crecimiento insulinico tipo 1 (IGF-1 por sus siglas en inglés). En condiciones energéticas limitadas, la secreción de estas hormonas disminuye al tiempo que la resistencia a la insulina aumenta, restringiendo el crecimiento intrauterino y provocando un bajo peso al nacer (Barker et al. 1993; Phillips 1996; Woods et al. 1996). Los desafíos energéticos en útero también afectan el desarrollo de un importante eje metabólico, el eje hipotalámico-pituitario-adrenal (HPA) o del estrés. La activación del eje HPA afecta a su vez el desarrollo fetal y, en el caso de crisis severas (i.e. cuando la vida del feto está en riesgo), puede inducir el parto en forma prematura (antes de las 37 semanas de gestación) (Hobel 2004; Hobel et al. 1999; Mulder et al. 2002). Los individuos que sufren restricciones energéticas en útero son más proclives a desarrollar el síndrome metabólico (SM), un fenotipo que incluye un conjunto de condiciones como la intolerancia a la glucosa, dislipidemia (niveles anormales de colesterol y grasas en sangre), obesidad visceral e hipertensión. Los individuos con SM corren, a su vez, un riesgo mayor de desarrollar diabetes tipo 2 y problemas cardiovasculares.

Peter Gluckman y sus colegas ampliaron los conceptos de la hipótesis del fenotipo frugal y desarrollaron un modelo para explicar el fenómeno del SM. El modelo de '***respuesta adaptativa predictiva***', o PAR (por sus siglas en inglés: *Predictive Adaptive Response*) propone que los fetos utilizan información sobre la disponibilidad de recursos energéticos en útero para predecir las condiciones que prevalecerán en el medio ambiente extrauterino durante el desarrollo y vida adulta, y ajustar su fenotipo de manera acorde (Godfrey et al. 2007; Wells 2012) (ver Wells, 2012 para una revisión crítica de PAR). Chris Kuzawa (1998) sugiere que la evolución de un metabolismo energético plástico en humanos responde a los costos asociados con el desarrollo y mantenimiento del cerebro humano (hasta el 60% de la tasa metabólica en

reposo durante los primeros dos años de vida). Kuzawa propone que el alto porcentaje de grasa corporal al nacer (15% en humanos comparado con 3% en otras especies), permite amortiguar los costos de crecimiento, mantenimiento y funcionamiento del cerebro, particularmente durante periodos de inestabilidad energética como el de la ablactación (periodo de transición entre el amamantamiento exclusivo y la introducción de alimentos sólidos) (Kuzawa 1998; Kuzawa y Quinn 2009). Alrededor de los seis meses de edad, la energía contenida en la leche materna se torna insuficiente para cubrir los costos metabólicos del crecimiento lo que hace necesaria la incorporación de alimentos sólidos a la dieta del infante. Este es, de por sí, un periodo de gran inestabilidad energética pero está, además, frecuentemente acompañado de un incremento en enfermedades infecciosas relacionadas a los inóculos presentes en los alimentos sólidos y a los cambios conductuales del infante (gateo, llevarse cosas a la boca). Mantener el crecimiento del cerebro durante esta etapa crítica requiere de un seguro energético. La grasa corporal representa ese seguro. Durante una emergencia energética la grasa corporal es metabolizada resultando en glicerol, convertido luego en glucosa y cuerpos cetónicos. La glucosa es utilizada por el cerebro. El tejido muscular esquelético se vuelve resistente a la insulina y usa los cuerpos cetónicos en vez de la glucosa, lo que aumenta la disponibilidad del monosacárido para el cerebro. Este proceso prioriza el desarrollo y mantenimiento del cerebro durante crisis energéticas pero, en contrapartida, incrementa el riesgo de SM durante la adultez (Kuzawa 1998; Kuzawa y Quinn 2009).

En resumen, los individuos que se desarrollan en condiciones peri-natales (antes e inmediatamente después del nacimiento) de restricción energética presentan un fenotipo ultra-eficiente que incrementa la probabilidad de sobrevivir a corto plazo. Sin embargo, ese mismo fenotipo, al operar en condiciones de abundancia energética, como es típico en muchas poblaciones contemporáneas, incrementa el riesgo de desarrollar SM. Esta asociación pone en evidencia el compromiso entre los beneficios de una estrategia fisiológica que garantiza el desarrollo normal del cerebro durante el desarrollo y los costos en términos de salud durante la vida adulta, particularmente cuando la disponibilidad de recursos energéticos durante el desarrollo y la vida adulta difieren.

4. PROTEGERSE PUEDE SER INCÓMODO, COSTOSO Y PELIGROSO…NO HACERLO, LETAL

“Certeza de muerte, pequeña esperanza de éxito... ¿Qué estamos esperando?"
JRR Tolkien, personaje de Gimli el Bravo en El Senor de los Anillos

A diario nos enfrentamos a desafíos y amenazas. ¿Cómo sobrevivimos? Uno de los mecanismos de defensa de nuestro cuerpo es la respuesta fisiológica y comportamental conocida como estrés. Cuando usted, lector, se enfrente al examen final en el que su comprensión de este capítulo sea evaluada, es posible que su respiración y ritmo cardiaco se aceleren moderadamente y que los músculos de su cuello y hombros se contraigan levemente. No será una sensación placentera, pero es posible que usted en ese momento no lo note. Esto es porque su eje HPA hará que sus niveles de cortisol se incrementen y, en consecuencia, su cerebro reciba más oxígeno y glucosa lo que aumentará, en forma transitoria, su agudeza mental, ayudándole a enfocar su atención en el examen y responder correctamente. Esta respuesta biológica es muy similar a la que, probablemente, le salvó la vida a sus ancestros al evitar que cayeran en las garras de un predador o fueran batidos en una pelea con otros individuos, con la única diferencia de que, en esos casos, el oxígeno y la glucosa extra hubiesen sido también aprovechados por los músculos requeridos para luchar o huir.

¿Pero de dónde sale la energía necesaria para responder a una crisis? Para responder a un desafío, nuestro cuerpo re-asigna energía metabólica, restándosela a funciones que puedan ser pospuestas como, por ejemplo, la función reproductiva o la función inmune (Nepomnaschy et al. 2007; Nepomnaschy et al. 2004; Nepomnaschy et al. 2006). Esta re-distribución de energía metabólica trae costos aparejados. Por ejemplo, tras noches de insomnio estudiando y de experimentar el estrés de los exámenes finales es posible que usted se sienta cansado y su sistema inmunitario resulte parcialmente suprimido. Este estado lo haría más vulnerable a una infección de vías respiratorias por los *Streptococcus pneumoniae* con los que entró en contacto al tocar el picaporte de la puerta del aula. La infección podría derivar en neumonía, a lo cual su cuerpo respondería con fiebre. ¿Qué valor adaptativo podría tener una reacción de esa naturaleza? Si la temperatura corporal supera los 43ºC puede causar daños irreversibles en el sistema nervioso y en, casos extremos, la muerte. Pero mantener temperaturas tan altas no es lo habitual y periodos cortos de temperatura corporal moderadamente altas reducen la capacidad reproductiva de los estreptococos e inducen la liberación de proteínas de choque térmico (HSP, del inglés *heat-shock proteins*) que actúan como antibióticos potentes (Kluger et al. 1996; Singh y Aballay 2006). De manera que, pese al malestar y los riesgos asociados a la fiebre, la respuesta contribuye a detener el avance de la infección. Sin la respuesta

febril, la muerte no sería un riesgo sino, eventualmente, una certeza. En el pasado, los médicos intentaban eliminar la fiebre por completo recetando antipiréticos. Sin embargo, la completa supresión de la fiebre prolonga el período de recuperación en la mayoría de los cuadros infecciosos (Greisman y Mackowiak 2002; Mayoral et al. 2000; Young et al. 2011). La perspectiva evolutiva ha contribuido a entender el rol defensivo de los estados febriles lo cual ha generado cambios en la administración de antipiréticos. En la actualidad, los médicos actualizados los administran con mayor cautela, reservándolos para situaciones de riesgo.

Este ejemplo demuestra la importancia de distinguir entre las causas de una patología y los mecanismos que el cuerpo despliega para defenderse. A menudo los 'síntomas' de las patologías son tratados medicamente para evitar las molestias que estos causan. Sin embargo, muchos de estos síntomas no son otra cosa que mecanismos de defensa, resultado de procesos de selección natural. En algunos casos esos mecanismos de defensa previenen problemas aún mayores y en otros pueden salvarnos la vida. Por lo dicho, es importante estudiar en profundidad el origen y función de estos mecanismos de defensa para no interferir con los beneficios de su accionar.

5. NUESTROS VILLANOS FAVORITOS. NOSOTROS A PIE, VIRUS Y BACTERIAS EN FÓRMULA UNO.

Si dices que lo tienes en un puño... ¡Muy pequeño ha de ser tu enemigo!
Roberto Fontanarrosa

Desde nuestro origen evolutivo los organismos multicelulares hemos tenido que defendernos de numerosos microorganismos. Muchos de estos organismos generan infecciones incrementando nuestra morbilidad (proporción de individuos que se enferman en un determinado momento y lugar) y mortalidad, actuando, por lo tanto, como importantes agentes de procesos de selección natural. ¿Por qué razón, entonces, somos vulnerables aún a las infecciones luego de una historia selectiva tan antigua como nuestra existencia? El problema es que estos pequeños villanos tienen un ciclo de vida mucho más corto que el nuestro. Esto les da una ventaja crítica sobre nosotros. Mientras que en cada generación de un patógeno haya unos pocos individuos capaces de sobrevivir y reproducirse a pesar de los esfuerzos defensivos de nuestro sistema inmunitario, eliminarlos no será posible. Más aun, los descendientes de estos patógenos presentaran mayor resistencia a nuestras defensas inmunitarias, ya que estos serán la progenie de aquellos que lograron sobrevivir y reproducirse a pesar de dichas defensas. La habilidad de nuestro sistema inmunitario para adaptarse a las cepas sobrevivientes está limitada por la variabilidad misma del genoma humano, el cual se recombina de manera importante sólo durante la reproducción sexual, es decir, al inicio

de cada generación. De esta manera, en los 20 años que nos lleva a nosotros, humanos, producir nuestro primogénito (primer cambio genómico), un patógeno que se reproduce cada 20 minutos como, por ejemplo, la bacteria *Escherichia coli* (responsable de intoxicaciones alimentarias) recombina su genoma aproximadamente 525.949 veces. Para explicar el impacto de esta diferencia en tiempos generacionales para la co-evolución de cada especie y sus patógenos, el biólogo Leigh Van Valen desarrolló la “hipótesis de la Reina Roja”. En la historia de Lewis Carroll, “Alicia en el País de las Maravillas”, Alicia corre con la Reina Roja y, en un momento, nota asombrada que por más rápido que corran permanecen en el mismo lugar. La Reina le explica que “así es aquí, se debe correr todo lo rápido que uno puede para permanecer en el mismo sitio” y que “para llegar a otro sitio hay que correr el doble de rápido”. Al tener generaciones mucho más cortas que las nuestras, los patógenos pueden “correr el doble de rápido” o, en realidad, varios órdenes de magnitud más rápido que nosotros y por lo tanto, desarrollan contra-estrategias más rápido, aventajándonos siempre en esta carrera 'armamentística-inmunológica’ (Paterson et al. 2010; Van Valen 1973).

6. SI NO PUEDES VENCERLOS, ÚNETELES

“Odiad a vuestros enemigos, como si un día debierais amarlos.”
Pedro Calderón De La Barca

Nuestras relaciones con los microorganismos no siempre son tan belicosas. De hecho con un gran número de ellos hemos desarrollado relaciones de comensalismo o simbióticas complejas (Ley et al. 2008). Aunque este “microbioma” represente sólo el 1-3% en términos masa corporal de un individuo, en términos de células totales constituye el 90% (Lederberg 2001). Es decir, por cada célula humana hay en el cuerpo 10 microorganismos residentes (Whitman et al. 1998). La diversidad y conformación de cada comunidad microbiana dependen del nicho que ocupan en el cuerpo humano: piel, oídos, mucosas oral, naso-faríngea, gastro-intestinal o vaginal, con cuatro filos bacterianos representados de manera dominante: actinobacteria, firmicutes, proteobacterias y bacteroidetes (Gill et al. 2006).

Las funciones del microbioma aún están siendo estudiadas. Sabemos que tienen importancia para funciones metabólicas, regulatorias y de desarrollo fundamentales (Evans et al. 2013; Sommer y Backhed 2013). El microbioma intestinal, por ejemplo, facilita la absorción de nutrientes, provee factores de crecimiento, promueve la diferenciación terminal post natal de la estructura y la función de las mucosas (Murgas Torrazza y Neu 2011), estimula los aspectos innatos y adaptativos del sistema inmunitario (Wu y Wu 2012), resiste la colonización de invasiones patógenas (Buffie y Pamer 2013) y está involucrado en el

metabolismo energético (Ley et al. 2006; Turnbaugh et al. 2006), de aminoácidos, lípidos, antioxidantes y de medicamentos del hospedero (Nicholson et al. 2012; Nicholson et al. 2005). Estos ‘servicios’ han resultado de una larguísima historia de co-evolución, durante la cual, la estrategia de ‘delegar’ ciertas funciones vitales al microbioma les permitió a nuestros ancestros ampliar sus rangos dietéticos y ecológicos (Falush et al. 2003).

Los avances del siglo XX en agricultura, transporte, urbanización y cuidado médico, entre otros factores, han tenido un profundo impacto en la composición y estructura del microbioma al interferir, sobre todo, con procesos de transmisión que operaron durante la mayor parte de nuestra historia evolutiva (Blaser y Falkow 2009). La disponibilidad y cloración de agua potable, la reducción del tamaño de familias, el incremento en el número de cesáreas, el uso de antibióticos y las menores tasas de amamantamiento, entre otros factores, han reducido las oportunidades de transmisión de microorganismos de una generación a otra, y han afectado negativamente la diversidad microbianas (Raoult 2010). Blaser (2006) ha propuesto que este deterioro cuantitativo y cualitativo del microbioma está relacionado con el surgimiento de nuevos padecimientos alérgicos y metabólicos subsecuentes a la modernización (‘post-modernos’) (Blaser 2006). La hipótesis del ‘microbioma en vías de extinción’ (en inglés, *disappearing microbiota*) plantea que las transformaciones ecológico-culturales han perturbado la relación simbiótica hospedero-microbioma con efectos nocivos para la fisiología, el metabolismo y la salud humana.

7. EXTRAÑANDO AL ENEMIGO

Hay que evitar el combate en lugar de vencer en él. Hay triunfos que empobrecen al vencido, pero no enriquecen al vencedor.
Juan Zorrilla de San Martín

La batalla con virus y bacterias ha llevado a cambios drásticos en nuestras prácticas higiénicas. Estos cambios han ayudado a reducir la incidencia de enfermedades contagiosas (Anderson et al. 1962) y la morbilidad y mortalidad (Taylor y Greenough 1989). Sin embargo, existe la posibilidad de que la reducción en el nivel de exposición humana a microorganismos esté ligada a un incremento en la incidencia de alergias y enfermedades autoinmunes. La ‘hipótesis de la higiene’ (Cookson y Moffatt 1997; Strachan 1989) sostiene que en ausencia de microorganismos y patógenos el sistema inmunitario no se desarrolla apropiadamente, resultando en un sistema poco discriminatorio e hiper-reactivo (Prescott et al. 1999; Rook 2007). En línea con esta hipótesis, un número de investigadores sugieren que el incremento en la incidencia de alergias (incluyendo las rinitis estacionales, eczemas y asmas) en áreas urbanas es una consecuencia de la reducida exposición a microorganismos a la que los niños están expuestos en dichos ambientes (Kuo et al. 2013;

Prokopakis et al. 2013). Varios estudios prospectivos han demostrado que existe una relación directa entre el uso de antibióticos (que reduce la exposición a microorganismos) y el riesgo de desarrollar asma (Marra et al. 2009; McKeever et al. 2002; Risnes et al. 2011). Más aun, los individuos que crecen en ambientes menos "limpios", en contacto con muchas personas (provenientes de familias numerosas, asistiendo a guarderías infantiles) y en lugares agrestes, muestran un riesgo menor de padecer asma y desarrollar alergias (Braun-Fahrlander et al. 1999; Celedon et al. 2003; Ege et al. 2011a; Ege et al. 2011b; Lemanske 2002; Strachan 1997; Von Ehrenstein et al. 2000). ¿Por qué? La propuesta de la hipótesis de la higiene sugiere que la falta de exposición a un amplia variedad de antígenos (sustancias capaces de provocar una reacción immunitaria) en edad temprana, previene la formación de una memoria inmunitaria más "completa", base esencial de una de las dos ramas de nuestro sistema de defensa: el sistema inmunitario adaptativo (en inglés: Adaptive Immune System). Algunos de los resultados experimentales que sirven de evidencia empírica para estas ideas, son los obtenidos en ratones gestados y criados en ambientes con diferentes grados de exposición a antígenos. Dichos estudios muestran que los ratones criados en un ambiente estéril presentan inflamaciones pulmonares parecidas a las asociadas al asma y la colitis en humanos, las cuales son causadas por la hiperactividad de las células T (tipos celulares en los que recae la memoria inmunitaria) (Olszak et al. 2012). Por lo que, si la hipótesis de la higiene es correcta, la urbanización de nuestro hábitat, el uso de jabones antimicrobianos y el desmedido uso de antibióticos estarían impidiendo al sistema inmunitario de nuestros niños el reconocimiento de microorganismos perniciosos y su diferenciación de aquellos con los cuales pueden sostener un convivencia con beneficios mutuos o al menos 'pacifica'.

8. AMBIENTE NUEVO, ADAPTACIONES VIEJAS

"¡Sonamos muchachos! ¡Resulta que si uno no se apura a cambiar el mundo, después es el mundo el que lo cambia a uno!"

Quino en Mafalda

El ecosistema terrestre cambia constantemente y con él cambian las presiones selectivas. Los cambios en el ecosistema pueden, por lo tanto, resultar en "incongruencias" (en inglés "mismatchs") entre fenotipo y ambiente. Los fenotipos que observamos en la actualidad son consecuencia de genotipos que resultaron de presiones selectivas que existían en ambientes anteriores. Lógicamente, cuanto más rápidos sean los cambios ambientales mayor será la posibilidad de que aparezcan dichas incongruencias.

Como discutimos en las secciones anteriores, la actividad humana ha acelerado notablemente los cambios en el ecosistema en los últimos milenios. Luego, no debe sorprendernos que haya un número

importante de “incongruencias” entre el fenotipo humano actual y su ambiente (Stearns 2012). Christina Adler y sus colegas, por ejemplo, han propuesto que la epidemia de periodontitis, una enfermedad de las encías que compromete el hueso alveolar, y caries que afecta a algunas poblaciones contemporáneas (Adler et al. 2013) constituiría un ejemplo de dichas incongruencias. La intensificación de las prácticas agrícolas, resultó en un aumento en el consumo humano de granos, incluyendo trigo y cebada y, más recientemente, la revolución industrial resultó en un incremento en el consumo de harinas y azucares, lo cual habría contribuido a dicha epidemia. Para probar su hipótesis, Adler y sus colegas llevaron a cabo comparaciones del ADN antiguo de las bacterias atrapadas en el sarro dental de esqueletos de diferentes antigüedades y hallaron que, el incremento en las prácticas agrícolas estuvo acompañado de un aumento de las especies bacterianas que causan la periodontitis, y la revolución industrial coincidió con un incremento en aquéllas que causan caries (Adler et al. 2013).

Un segundo ejemplo tiene que ver con el patrón reproductivo humano. Actualmente, en los países industrializados la tasa de fertilidad total (TFT = número de niños nacidos por mujer) varía entre 1 y 3 hijos (CIA World-Factbook). Esta TFT es menor que la que probablemente tenía la mayoría de nuestros ancestros cazadores-recolectores, a menudo bastante por encima de los 4 niños nacidos por mujer (Pennington 1992 y 2001). La aparición de anticonceptivos eficientes a mediados del siglo pasado resultó en una importante reducción en TFT en la gran mayoría de los países industrializados. Este cambio en TFT ha resultado en una importante cantidad de avances en términos tanto de salud materno-infantil, como ecológicos, sociales, económicos y de igualdad de género (Adsera 2004; Ahn y Mira 2002). Sin embargo, esta modificación radical en los patrones reproductivos podría explicar el incremento en la incidencia del cáncer de mama. En general, en las sociedades industrializadas, las mujeres alcanzan la menarquia (madurez reproductiva) a edades más tempranas, tienen menos hijos, es menos probable que los amamanten y, cuando lo hacen, dan de mamar con menos frecuencia y por menos tiempo que las mujeres en sociedades no-industrializadas (Eaton et al. 1994). Todos estos comportamientos son considerados factores de riesgo para el desarrollo de cáncer de mama (Layde et al. 1989; Vihko y Apter 1986). Beverly Strassmann (1999) ha propuesto que la relación entre los patrones reproductivos actuales y la incidencia de la enfermedad podría explicarse, al menos parcialmente, como el resultado del incremento en la exposición a esteroides sexuales asociados a un número significativamente mayor de ciclos menstruales a los que están expuestas las mujeres durante su vida reproductiva. En poblaciones industrializadas, las mujeres experimentan aproximadamente 300 ciclos menstruales en el curso de su vida, mientras que sus contrapartes en poblaciones con fertilidad natural (sin métodos de planificación familiar) sólo experimentan unos 100 ciclos menstruales ya que pasan la mayor

parte de sus vidas embarazadas o en amenorrea del posparto. El estrógeno y la progesterona, hormonas ováricas producidas durante el ciclo menstrual, estimulan la proliferación celular en los senos en anticipación a un posible embarazo (Ramakrishnan et al. 2002). De manera que, un mayor número de ciclos menstruales representa una mayor actividad mitótica y en consecuencia, un mayor riesgo de que mutaciones malignas deriven en cáncer de mama (Strassmann 1999).

Esto dos ejemplos muestran cómo cambios ambientales pueden crear incongruencias entre fenotipo y ambiente, generando vulnerabilidades. En el primer caso, cambios en nuestra dieta incrementaron nuestra vulnerabilidad a la periodontitis y caries. En el segundo, cambios en nuestras prácticas reproductivas incrementan la vulnerabilidad femenina al cáncer de mama.

9. SELECCIÓN ESTABILIZANTE Y VULNERABILIDAD

"No hay mal que por bien no venga"
Refrán popular

Hay ciertas vulnerabilidades causadas por alelos (variantes) específicos de un gen. Estas variantes son también conocidas como "polimorfismos". En algunos casos alcanza con que un individuo sea heterocigota, es decir que tenga uno solo de dichos alelos, para que se desarrolle la enfermedad. En otros casos la enfermedad se desarrollará solo en individuos homocigotas, es decir aquellos que posean dos copias del alelo deletéreo, mientras que los individuos que poseen otras variantes del alelo (no deletéreas) no tienen problemas. Pero, entonces ¿si existen variantes 'benignas', porqué la selección natural no ha eliminado los alelos deletéreos que nos hacen vulnerables? Probablemente porque algunos alelos que en ciertos ambientes son desventajosos en otros confieren ventajas, manteniéndose en el acervo genético por acción de un fenómeno conocido como selección natural estabilizante. Un ejemplo clásico de este fenómeno es el alelo que causa la anemia de células falciformes. La hemoglobina es la proteína que, dentro de los eritrocitos (células rojas), transporta oxígeno en la sangre. Esta proteína tiene dos cadenas betas y dos cadenas alfa. A la hemoglobina "normal" en adultos se la llama (HnA). La sustitución de una base nitrogenada en el gen que codifica para la hemoglobina beta resulta en la producción de globina beta (HnS) conteniendo solo valina pero no acido glutámico. Se trata de una mutación recesiva que, en individuos homocigotas para ese gen, puede resultar, en una deformación de los eritrocitos y en la llamada "anemia de las células falciformes". Durante una crisis los eritrocitos deformes afectan la circulación sanguínea causando fallas renales, dolor de pecho, espalda, abdomen y articulaciones y, sin un tratamiento adecuado,

la crisis puede causar la muerte. Dado que esta mutación afecta la supervivencia de los portadores homocigotas, sería de esperar que dicha mutación fuese eliminada por selección natural cada vez que surge. En ciertas poblaciones, sin embargo, la frecuencia del alelo “mutante” HS puede llegar al 40%. Este fenómeno ocurre en poblaciones en las que la malaria (o paludismo) es común. La malaria es un infección causada por el *Plasmodium falciparum*, un parásito de los eritrocitos, transmitido por mosquitos del género anófeles. Dichos mosquitos abundan en climas calurosos y húmedos, como el de la África subsahariana, en donde la malaria es responsable de más de un millón de muertes anuales.

¿Por qué es que el alelo que causa la hemoglobina HnS es más común de lo esperado en dichas poblaciones? Porque la presencia de la hemoglobina S en los eritrocitos provee resistencia contra el plasmodio. Los individuos homocigotos para el HnS no sufren malaria pero sí anemia falciforme, y su mortalidad es mayor. Pero en los individuos heterocigotos HnA-HnS, sólo una proporción de sus eritrocitos son falciformes, lo que provee protección contra la malaria sin generar anemia (Ferreira et al. 2011). De esta manera, en las regiones donde existe la malaria, el HnS se mantiene debido al balance en términos selectivos entre los costos de la anemia falciforme para los homocigotos y la protección que provee a los heterocigotos en contra de la malaria. Así es como la selección estabilizante contribuye a explicar por qué ciertas patologías de origen genético no son eliminadas por procesos selectivos.

10. EL TIEMPO PASA, Y NOS VAMOS PONIENDO VIEJOS… ¡MALDITA PLEIOTROPÍA!

“Es posible proveer seguridad contra otros problemas pero en lo que concierne a la muerte, nosotros los hombres, vivimos en una ciudad sin muros”
Epicuro

La búsqueda de la juventud eterna y la inmortalidad son elementos importantes del imaginario humano. La ciencia, una empresa meramente humana, no ha quedado ajena al tema. ¿Por qué envejecemos y morimos? ¿Podemos parar o revertir el proceso y su resultado? A nivel popular, el envejecimiento (senescencia) es a menudo comparado con el desgaste que afecta a los elementos inertes. Estos procesos, sin embargo, no son comparables ya que los organismos vivos tienen mecanismos de auto-reparación. Si fueran comparables, todas las especies deberían presentar una tasa de “desgaste” parecida y, por lo tanto, de esperanzas de vida similares, lo cual claramente no ocurre. A nivel científico se han propuesto numerosas ideas acerca de por qué envejecemos y morimos. Aquí no tenemos el espacio para revisarlas todas, por lo que nos limitaremos a explorar algunas de las que han suscitado más interés en el último siglo.

En 1891, el biólogo evolutivo August Weismann planteó una hipótesis basada en la selección grupal proponiendo que los individuos viejos y enfermos mueren para dar lugar a que individuos jóvenes y saludables hagan uso de los recursos disponibles en el ambiente (Weismann, 1891; Strehler 2000). El problema de esta hipótesis es que no explica cómo puede la selección natural favorecer la muerte temprana. Ante la existencia de dos alelos, uno asociado a la muerte temprana y otro a una muerte tardía, el segundo tendrá más oportunidades de reproducirse y aumentará su frecuencia en la población resultando, en consecuencia, en la evolución de organismos más longevos. A mediados del siglo pasado, en 1952, Sir Peter Medawar propuso que el envejecimiento y la muerte son consecuencia de mutaciones deletéreas acumuladas a partir del inicio de la etapa reproductiva (Medawar, 1952). Las mutaciones que afectan el desarrollo previo a la madurez sexual tienden a ser eliminadas por selección natural. Pero aquellas mutaciones cuyos efectos no se expresan fenotípicamente sino hasta después de que el portador comienza a reproducirse pueden ser transmitidas a la próxima generación antes de que su portador sea eliminado. La acumulación de estas mutaciones deletéreas conduciría a la senescencia. De acuerdo con Medawar, este proceso de acumulación de mutaciones deletéreas asociadas a la senescencia no es relevante para la mayoría de las especies porque, a diferencia de los humanos, la vida de la mayor parte de los individuos termina en las fauces de otros individuos.

A la propuesta de Medawar le siguió la hipótesis de la 'pleiotropía antagonista' de George C. Williams (1957) basada en el efecto de los genes pleiotrópicos, que son aquéllos que tienen más de un efecto en el fenotipo. Estos efectos pueden ocurrir en diferentes momentos de la vida de un individuo (Rose 1982; Rose 1985). De esta forma, si un gen favorece la supervivencia y/o la reproducción temprana de un individuo, es posible que la frecuencia de dicho gen aumente en una población aun si tiene efectos deletéreos más tarde. Un ejemplo comúnmente citado para ilustrar la hipótesis de la pleiotropía antagonista es el del balance entre costos y beneficios asociados a los altos niveles de testosterona que se observan en los hombres al acercarse a la etapa reproductiva. Por un lado, la testosterona fomenta tanto el desarrollo de caracteres sexuales secundarios como el desarrollo muscular y los comportamientos dominantes, que ayudan en la competencia con otros hombres. Por el otro, la exposición a esta hormona también está asociada al cáncer de próstata y los problemas cardiovasculares en la adultez tardía. Contrario a lo propuesto por Medawar, Williams considera que la senescencia puede afectar la supervivencia ya que, por ejemplo, el deterioro del funcionamiento del sistema inmunitario o de la capacidad física de un individuo puede resultar en incrementos en el riesgo de sufrir infecciones o de ser atrapado por predadores (Williams 1957).

En 1977, Thomas Kirkwood (1977a) introdujo la hipótesis del 'soma desechable' para explicar la senescencia**.** Como discutimos anteriormente, la teoría de la historia de vida propone que la cantidad de energía utilizable por un organismo es limitada y debe repartirse entre las tres funciones básicas: crecimiento, mantenimiento y reproducción. Durante su desarrollo el organismo prioriza la inversión en crecimiento y mantenimiento. Este patrón de inversión cambia cuando el organismo se acerca a la etapa reproductiva para lo cual también se requiere energía. Como la energía disponible es finita, la inversión en reproducción se hace a costa de una desinversión en crecimiento y mantenimiento. Ya que el riesgo de morir se incrementa con la edad, desde el punto de vista evolutivo, es importante para un organismo comenzar a reproducirse cuanto antes para evitar el riesgo de morir sin haberse reproducido. Por otro lado, reproducirse antes de alcanzar un desarrollo óptimo puede llevar a alcanzar un éxito reproductivo menor que el de otros miembros de la misma población. Por esto, se espera que la velocidad de desarrollo y la edad en la que un individuo alcance la madurez sexual responda a la tasa de mortalidad que caracteriza a su especie en general, y a los recursos energéticos de que ese individuo disponga y los riesgos que éste enfrente en particular. Por ello, en ambientes donde la mortalidad intrínseca es alta, los individuos que sigan una estrategia de inversión que les permite reproducirse tempranamente, aún a costa de invertir en su mantenimiento, tendrán mayor éxito reproductivo que aquellos que, por favorecer la inversión en mantenimiento, se reproduzcan más tarde y lentamente (Colman et al. 2009; Giesel 1976; Masoro 2000; McShane y Wise 1996).

Consistente con esta hipótesis, varios investigadores han mostrado que, reduciendo experimentalmente la mortalidad en especies no humanas, se puede extender la esperanza de vida (Mair y Dillin 2008). Algo parecido probablemente ha ocurrido con *Homo sapiens*, cuyo registro fósil sugiere la evolución de un ciclo de vida más lento que el observado en el resto de los homínidos. El 'calendario' ontogenético humano provee el tiempo necesario para el desarrollo de un cerebro complejo y, asociado a éste, el aprendizaje de sofisticadas estrategias de supervivencia y reproducción (Flinn et al. 2011; Kaplan et al. 2003; Nepomnaschy y Flinn 2009). Kaplan y colaboradores han hipotetizado que la evolución del patrón de desarrollo lento en *Homo sapiens*, fue posible gracias a un incremento del contenido calórico y proteico en la dieta humana, lo que permitió la evolución de un cerebro capaz de desarrollar estrategias sociales complejas, incluyendo un capital social heredable. Esto, a su vez, contribuyó a disminuir la mortalidad y prolongar el ciclo de vida (Kaplan et al. 2003). Aun cuando estas y otras hipótesis han hecho contribuciones importantes al conocimiento de los procesos del envejecimiento humano, resta mucho por dilucidar acerca de las fuerzas de selección y los mecanismos implicados en la evolución de la senescencia.

11. TERMINEMOS BIEN

"Todos estamos condenados a un hechizo cósmico. El universo es irremediablemente fugitivo. Nadie puede detenerse."
Alejandro Dolina

Para concluir, repasemos las explicaciones que hemos discutido para intentar una respuesta a nuestra pregunta original: ¿Por qué pese a millones de años de selección natural el cuerpo humano es tan vulnerable?

Primero, discutimos cómo ciertos atributos presentan ventajas para la supervivencia en etapas tempranas del desarrollo pero, en ocasiones, estas ventajas están mediadas por mecanismos biológicos que generan vulnerabilidades durante la vida adulta. Segundo, exploramos nuestra relación variopinta con los microorganismos que viven de, con y, en ocasiones, contra nosotros. El sistema inmunitario nos protege parcialmente de estos últimos, pero al hacerlo termina seleccionando aquellos microorganismos capaces de sobrevivirlo, promoviendo a su vez, la evolución de patógenos más efectivos. Tercero, analizamos el caso de ciertas vulnerabilidades que resultan del producto de incongruencias evolutivas entre fenotipo y ambiente. En estos casos sufrimos por tener un fenotipo que es el resultado de presiones selectivas de un ambiente anterior al actual. Cuarto, vimos cómo alelos que en ciertos contextos pueden ser letales pueden mantenerse en el acervo genético a través del fenómeno de la selección natural estabilizante y los beneficios que ofrecen a los portadores en otros contextos específicos. Y por último, repasamos algunas de las hipótesis propuestas para explicar la senescencia. Es probable que la evolución de todas estas características fenotípicas sean consecuencia resultante de la sumatoria de las presiones de selección natural impuestas por limitaciones, disyuntivas y compromisos que a través de las generaciones todos los organismos afrontan para sobrevivir y reproducirse.

La selección natural no es un proceso que optimice la salud eterna sino el éxito reproductivo. No obstante, este proceso puede y ha llevado a la evolución de atributos que nos hacen felices, como aquellos que mencionamos al inicio de este capítulo: un cerebro prodigioso, una inteligencia y creatividad sin par, u otros, como hormonas que nos permiten superar el dolor y relajarnos (endorfinas), nos motivan (dopaminas), o nos acercan unos a otros (oxcitocina) así como, también, un lenguaje complejo que nos permite comunicarnos, por ejemplo, a través de este libro, sin habernos encontrado físicamente jamás.

12. ¿Y AHORA QUÉ? EL ROL DE LA TEORÍA EVOLUTIVA EN LAS CIENCIAS DE LA SALUD

"El valor supremo no es el futuro sino el presente; el futuro es un tiempo falaz

que siempre nos dice 'todavía no es hora' y que así nos niega"

Octavio Paz

Por último, queremos concluir con un breve comentario acerca del futuro de la Medicina Evolutiva y su relevancia para las ciencias de la salud. Esperamos haber demostrado que la teoría evolutiva y la ecología permiten elaborar preguntas complementarias a aquellas surgidas desde el seno de las ciencias médicas tradicionales y que las respuestas obtenidas pueden ser importantes tanto para la investigación básica como para la práctica. Es por eso que creemos que es crítico para el avance de las ciencias de la salud recomendar que continúe y se intensifique la incorporación de los marcos teóricos de la evolución, la ecología y la antropología en currículas académicas de Facultades de Medicina, Enfermería y Salud Pública, y que preguntas originadas dentro de estos marcos teóricos sean consideradas al tomarse decisiones para el financiamiento de proyectos de investigación, diseño de intervenciones y desarrollo de terapias.

AGRADECIMIENTOS

Durante la realización de este trabajo, ANM recibió apoyo del CONACYT, México mediante el Esquema de Retención Convocatoria 2014-01, proyecto I0007-2014-01.

BIBLIOGRAFÍA CITADA.

Adler CJ, Dobney K, Weyrich LS, Kaidonis J, Walker AW, Haak W, Bradshaw CJ, Townsend G, Soltysiak A, Alt KW et al. . 2013. Sequencing ancient calcified dental plaque shows changes in oral microbiota with dietary shifts of the Neolithic and Industrial revolutions. Nature genetics 45(4):450-455.

Adsera A. 2004. Changing fertility rates in developed countries. The impact of labor market institutions. Journal of Population Economics 17(1):17-43.

Ahn N, and Mira P. 2002. A note on the changing relationship between fertility and female employment rates in developed countries. Journal of Population Economics 15(4):667-682.

Anderson GW, Arnstein MG, and Lester MR. 1962. Communicable Disease Control. A Volume for the Public Health Worker. 606 p.

Barker DJ. 1990. The fetal and infant origins of adult disease. British Medical Journal 301:1111-1111.

Barker DJP. 1995. Fetal origins of coronary heart disease. 171-174 p.

Barker DJP, Godfrey KM, Gluckman PD, Harding JE, Owens JA, and Robinson JS. 1993. Fetal nutrition and cardiovascular disease in adult life. The Lancet 341(8850):938-941.

Blaser MJ. 2006. Who are we? Indigenous microbes and the ecology of human diseases. EMBO Rep 7(10):956-960.

Blaser MJ, and Falkow S. 2009. What are the consequences of the disappearing human microbiota? Nat Rev Microbiol 7(12):887-894.

Braun-Fahrlander C, Gassner M, Grize L, Neu U, Sennhauser FH, Varonier HS, Vuille JC, and Wuthrich B. 1999. Prevalence of hay fever and allergic sensitization in farmer's children and their peers living in the same rural community. SCARPOL team. Swiss Study on Childhood Allergy and Respiratory Symptoms with Respect to Air Pollution. Clin Exp Allergy 29(1):28-34.

Buffie CG, and Pamer EG. 2013. Microbiota-mediated colonization resistance against intestinal pathogens. Nat Rev Immunol 13(11):790-801.

Celedon JC, Wright RJ, Litonjua AA, Sredl D, Ryan L, Weiss ST, and Gold DR. 2003. Day care attendance in early life, maternal history of asthma, and asthma at the age of 6 years. Am J Respir Crit Care Med 167(9):1239-1243.

CIA World-Factbook: https://www.cia.gov/library/publications/the-world-factbook/

Chakravarthy MV, and Booth FW. 2004. Eating, exercise, and â€œthriftyâ€ genotypes: connecting the dots toward an evolutionary understanding of modern chronic diseases. 3-10 p.

Colman RJ, Anderson RM, Johnson SC, Kastman EK, Kosmatka KJ, Beasley TM, Allison DB, Cruzen C, Simmons HA, Kemnitz JW et al. . 2009. Caloric restriction delays disease onset and mortality in rhesus monkeys. Science 325(5937):201-204.

Cookson WO, and Moffatt MF. 1997. Asthma: an epidemic in the absence of infection? Science 275(5296):41-42.

Eaton SB, Cordain L, and Lindeberg S. 2002. Evolutionary Health Promotion: A Consideration of Common Counterarguments. Preventive Medicine 34(2):119-123.

Eaton SB, Konner M, and Shostak M. 1988. Stone agers in the fast lane: Chronic degenerative diseases in evolutionary perspective. The American Journal of Medicine 84(4):739-749.

Eaton SB, Pike MC, Short RV, Lee NC, Trussell J, Hatcher RA, Wood JW, Worthman CM, Jones NG, Konner MJ et al. . 1994. Women's reproductive cancers in evolutionary context. Quarterly Review of Biology 69(3):353-367.

Ege MJ, Mayer M, Normand AC, Genuneit J, Cookson WO, Braun-Fahrlander C, Heederik D, Piarroux R, von Mutius E, and Group GTS. 2011a. Exposure to environmental microorganisms and childhood asthma. New England Journal of Medicine 364(8):701-709.

Ege MJ, Strachan DP, Cookson WO, Moffatt MF, Gut I, Lathrop M, Kabesch M, Genuneit J, Buchele G, Sozanska B et al. . 2011b. Gene-environment interaction for childhood asthma and exposure to farming in Central Europe. J Allergy Clin Immunol 127(1):138-144.

Evans JM, Morris LS, and Marchesi JR. 2013. The gut microbiome: the role of a virtual organ in the endocrinology of the host. J Endocrinol 218(3):R37-47.

Falush D, Wirth T, Linz B, Pritchard JK, Stephens M, Kidd M, Blaser MJ, Graham DY, Vacher S, Perez-Perez GI et al. . 2003. Traces of human migrations in Helicobacter pylori populations. Science 299(5612):1582-1585.

Ferreira A, Marguti I, Bechmann I, Jeney V, Chora A, Palha NR, Rebelo S, Henri A, Beuzard Y, and Soares MP. 2011. Sickle hemoglobin confers tolerance to Plasmodium infection. Cell 145(3):398-409.

Flinn MV, Nepomnaschy PA, Muehlenbein MP, and Ponzi D. 2011. Evolutionary functions of early social modulation of hypothalamic-pituitary-adrenal axis development in humans. Neuroscience and Biobehavioral Reviews 35(7):1611-1629.

Giesel JT. 1976. Reproductive Strategies as Adaptations to Life in Temporally Heterogeneous Environments. Annual Review of Ecology and Systematics 7:57-79.

Gill SR, Pop M, Deboy RT, Eckburg PB, Turnbaugh PJ, Samuel BS, Gordon JI, Relman DA, Fraser-Liggett CM, and Nelson KE. 2006. Metagenomic analysis of the human distal gut microbiome. Science 312(5778):1355-1359.

Godfrey KM, Lillycrop KA, Burdge GC, Gluckman PD, and Hanson AM. 2007. Epigenetic mechanisms and the mismatch concept of the developmental origins of health and disease. Pediatric Research 61:5R-10R.

Greisman LA, and Mackowiak PA. 2002. Fever: beneficial and detrimental effects of antipyretics. Current opinion in infectious diseases 15(3):241-245.

Hales CN, and Barker DJP. 1992. Type 2 (non-insulin-dependent) diabetes mellitus: The thrift phenotype hypothesis. Diabetologia 35:595-601.

Hobel CJ. 2004. Stress and Preterm Birth. Clinical Obstetrics and Gynecology 47(4):856-880.

Hobel CJ, Dunkel-Schetter C, Roesch SC, Castro LC, and Arora CP. 1999. Maternal plasma corticotropin-releasing hormone associated with stress at 20 weeks gestation in pregnancies ending in preterm delivery. American Journal of Obstetrics & Gynecology 180(1):S257-S263.

Kaplan H, Lancaster J, and Robson A. 2003. Embodies capital and the evolutionary economics of the human life span. In: Carey JR, and Tuljapurkar S, editors. Life Span: Evolutionary, Ecological, and Demographic Perspectives. New York: Population Council.

Kirkwood TBL. 1977a. Evolution of Aging. Nature 270(5635):301-304.

Kirkwood TBL. 1977b. Mechanism of Aging - Evolutionary Support for Error Theory. Trends in Biochemical Sciences 2(10):N228-N229.

Kirkwood TBL, and Holliday R. 1977. Commitment to Senescence - Model for Aging of Human Cells in Culture. Biometrics 33(2):430-430.

Kluger MJ, Kozak W, Conn CA, Leon LR, and Soszynski D. 1996. The adaptive value of fever. Infectious disease clinics of North America 10(1):1-20.

Kuo CH, Kuo HF, Huang CH, Yang SN, Lee MS, and Hung CH. 2013. Early life exposure to antibiotics and the risk of childhood allergic diseases: an update from the perspective of the hygiene hypothesis. Journal of microbiology, immunology, and infection = Wei mian yu gan ran za zhi 46(5):320-329.

Kuzawa CW. 1998. Adipose tissue in human infancy and childhood: an evolutionary perspective. American Journal of Physical Anthropology Suppl 27:177-209.

Kuzawa CW, and Quinn EA. 2009. Developmental Origins of Adult Function and Health: Evolutionary Hypotheses. Annual Review of Anthropology 38:131-147.

Lackland DT, Bendall HE, Osmond C, Egan BM, and Barker DP. 2000. LOw birth weights contribute to the high rates of early-onset chronic renal failure in the southeastern united states. Archives of Internal Medicine 160(10):1472-1476.

Layde PM, Webster LA, Baughman AL, Wingo PA, Rubin GL, and Ory HW. 1989. The independent associations of parity, age at first full term pregnancy, and duration of breastfeeding with the risk of breast cancer. Cancer and Steroid Hormone Study Group. J Clin Epidemiol 42(10):963-973.

Lederberg J, McCray AT. ’Ome Sweet ’Omics—a genealogical treasury of words. Scientist. 2001;15:8

Lemanske RF, Jr. 2002. The childhood origins of asthma (COAST) study. Pediatr Allergy Immunol 13 Suppl 15:38-43.

Ley RE, Lozupone CA, Hamady M, Knight R, and Gordon JI. 2008. Worlds within worlds: evolution of the vertebrate gut microbiota. Nat Rev Microbiol 6(10):776-788.

Ley RE, Turnbaugh PJ, Klein S, and Gordon JI. 2006. Microbial ecology: human gut microbes associated with obesity. Nature 444(7122):1022-1023.

Longo VD, and Finch CE. 2003. Evolutionary Medicine: From Dwarf Model Systems to Healthy Centenarians? Science 299(5611):1342-1346.

Mair W, and Dillin A. 2008. Aging and survival: the genetics of life span extension by dietary restriction. Annual Review of Biochemistry 77:727-754.

Marra F, Marra CA, Richardson K, Lynd LD, Kozyrskyj A, Patrick DM, Bowie WR, and Fitzgerald JM. 2009. Antibiotic use in children is associated with increased risk of asthma. Pediatrics 123(3):1003-1010.

Masoro EJ. 2000. Caloric restriction and aging: an update. Experimental Gerontology 35(3):299-305.

Mayoral CE, Marino RV, Rosenfeld W, and Greensher J. 2000. Alternating antipyretics: is this an alternative? Pediatrics 105(5):1009-1012.

McKeever TM, Lewis SA, Smith C, Collins J, Heatlie H, Frischer M, and Hubbard R. 2002. Early exposure to infections and antibiotics and the incidence of allergic disease: a birth cohort study with the West Midlands General Practice Research Database. J Allergy Clin Immunol 109(1):43-50.

McKenna JJ, and Mosko SS. 1994. Sleep and arousal, synchrony and independence, among mothers and infants sleeping apart and together (same bed): an experiment in evolutionary medicine. Acta Pædiatrica 83:94-102.

McShane TM, and Wise PM. 1996. Life-long moderate caloric restriction prolongs reproductive life span in rats without interrupting estrous cyclicity: effects on the gonadotropin-releasing hormone/luteinizing hormone axis. Biology of Reproduction 54(1):70-75.

Medawar, P. B. (1952). *An Unsolved Problem of Biology*. H. K. Lewis, London.

Merlo LMF, Pepper JW, Reid BJ, and Maley CC. 2006. Cancer as an evolutionary and ecological process. Nat Rev Cancer 6(12):924-935.

Mulder EJH, Robles de Medina PG, Huizink AC, Van den Bergh BRH, Buitelaar JK, and Visser GHA. 2002. Prenatal maternal stress: effects on pregnancy and the (unborn) child. Early Human Development 70(1):3-14.

Murgas Torrazza R, and Neu J. 2011. The developing intestinal microbiome and its relationship to health and disease in the neonate. J Perinatol 31 Suppl 1:S29-34.

Nepomnaschy PA, and Flinn MV. 2009. Early life influences on the ontogeny of neuroendocrine stress response in the human child. In: Gray PB, and Ellison PT, editors. Endocrinology of Social Relationships. Cambridge, MA: Harvard University Press. p 364-382.

Nepomnaschy PA, Sheiner E, Mastorakos G, and Arck PC. 2007. Stress, immune function, and women's reproduction. Ann N Y Acad Sci 1113:350-364.

Nepomnaschy PA, Welch K, McConnell D, Strassmann BI, and England BG. 2004. Stress and female reproductive function: A study of daily variations in cortisol, gonadotrophins, and gonadal steroids in a rural Mayan population. American Journal of Human Biology 16(5):523-532.

Nepomnaschy PA, Welch KB, McConnell DS, Low BS, Strassmann BI, and England BG. 2006. Cortisol levels and very early pregnancy loss in humans. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 103(10):3938-3942.

Nesse RM, Bergstrom CT, Ellison PT, Flier JS, Gluckman P, Govindaraju DR, Niethammer D, Omenn GS, Perlman RL, Schwartz MD et al. . 2010. Making evolutionary biology a basic science for medicine. Proceedings of the National Academy of Sciences 107(suppl 1):1800-1807.

Nesse RM, and Stearns SC. 2008. The great opportunity: Evolutionary applications to medicine and public health. Evolutionary Applications 1(1):28-48.

Nicholson JK, Holmes E, Kinross J, Burcelin R, Gibson G, Jia W, and Pettersson S. 2012. Host-gut microbiota metabolic interactions. Science 336(6086):1262-1267.

Nicholson JK, Holmes E, and Wilson ID. 2005. Gut microorganisms, mammalian metabolism and personalized health care. Nat Rev Microbiol 3(5):431-438.

Olszak T, An D, Zeissig S, Vera MP, Richter J, Franke A, Glickman JN, Siebert R, Baron RM, Kasper DL et al. . 2012. Microbial exposure during early life has persistent effects on natural killer T cell function. Science 336(6080):489-493.

Paterson S, Vogwill T, Buckling A, Benmayor R, Spiers AJ, Thomson NR, Quail M, Smith F, Walker D, Libberton B et al. . 2010. Antagonistic coevolution accelerates molecular evolution. Nature 464(7286):275-278.

Pennington R. 1992 Did food increase fertility? Evaluation of !Kung and Herero history. Hum Biol. 64(4):497-521.

Pennington R. 2001. Hunter-gatherer demography. In: Panter-Brick C, Layton RH, and Rowley-Conwy P, editors. Hunter-Gatherers: An Interdisciplinary Perspective. Cambridge: Cambrindge University Press. p 170-204.

Phillips DIW. 1996. Insulin resistance as a programmed response to fetal undernutrition. Diabetologia 39(9):1119-1122.

Prescott SL, Macaubas C, Smallacombe T, Holt BJ, Sly PD, and Holt PG. 1999. Development of allergen-specific T-cell memory in atopic and normal children. Lancet 353(9148):196-200.

Prokopakis E, Vardouniotis A, Kawauchi H, Scadding G, Georgalas C, Hellings P, Velegrakis G, and Kalogjera L. 2013. The pathophysiology of the hygiene hypothesis. International journal of pediatric otorhinolaryngology 77(7):1065-1071.

Ramakrishnan R, Khan SA, and Badve S. 2002. Morphological changes in breast tissue with menstrual cycle. Mod Pathol 15(12):1348-1356.

Raoult D. 2010. The globalization of intestinal microbiota. Eur J Clin Microbiol Infect Dis 29(9):1049-1050.

Risnes KR, Belanger K, Murk W, and Bracken MB. 2011. Antibiotic exposure by 6 months and asthma and allergy at 6 years: Findings in a cohort of 1,401 US children. American journal of epidemiology 173(3):310-318.

Rook GA. 2007. The hygiene hypothesis and the increasing prevalence of chronic inflammatory disorders. Trans R Soc Trop Med Hyg 101(11):1072-1074.

Rose MR. 1982. antagonistic pleiotropy, dominance, and genetic variation. Heredity 48:63-78.

Rose MR. 1985. Life history evolution with antagonistic pleiotropy and overlapping generations. Theoretical Population Biology 28:342-358.

Singh V, and Aballay A. 2006. Heat-shock transcription factor (HSF)-1 pathway required for Caenorhabditis elegans immunity. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 103(35):13092-13097.

Sommer F, and Backhed F. 2013. The gut microbiota--masters of host development and physiology. Nat Rev Microbiol 11(4):227-238.

Stearns SC. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. Naturwissenschaften 87(11):476-486.

Stearns SC. 2012. Evolutionary medicine: its scope, interest and potential. Proceedings of the Royal Society B 279(1746):4305-4321.

Strachan DP. 1989. Hay fever, hygiene, and household size. Bmj 299(6710):1259-1260.

Strachan DP. 1997. Allergy and family size: a riddle worth solving. Clin Exp Allergy 27(3):235-236.

Strassmann BI. 1999. Menstrual cycling and breast cancer: an evolutionary perspective. J Womens Health 8(2):193-202.

Strehler BL. 2000. Understanding aging. Methods Mol Med 38:1-19.

Taylor CE, and Greenough WB, 3rd. 1989. Control of diarrheal diseases. Annu Rev Public Health 10:221-244.

Trevathan W, Smith EO, and McKenna JJ. 1999. Evolutionary medicine. New York: Oxford University Press. xvi, 480 p. p.

Trevathan W, Smith EO, and McKenna JJ. 2008. Evolutionary medicine and health : new perspectives. New York: Oxford University Press. xii, 532 p. p.

Turnbaugh PJ, Ley RE, Mahowald MA, Magrini V, Mardis ER, and Gordon JI. 2006. An obesity-associated gut microbiome with increased capacity for energy harvest. Nature 444(7122):1027-1031.

Van Valen L. 1973. A New Evolutionary Law. Evolutionary Theory 1:1-30.

Vihko RK, and Apter DL. 1986. The epidemiology and endocrinology of the menarche in relation to breast cancer. Cancer Surv 5(3):561-571.

Von Ehrenstein OS, Von Mutius E, Illi S, Baumann L, Bohm O, and von Kries R. 2000. Reduced risk of hay fever and asthma among children of farmers. Clin Exp Allergy 30(2):187-193.

Wallace DC. 2007. Why Do We Still Have a Maternally Inherited Mitochondrial DNA? Insights from Evolutionary Medicine. Annual Review of Biochemistry 76(1):781-821.

Wander K, Shell-Duncan B, and McDade TW. 2009. Evaluation of iron deficiency as a nutritional adaptation to infectious disease: An evolutionary medicine perspective. American Journal of Human Biology 21(2):172-179.

Weismann, A. (1891). *On Heredity*. Claredon Press, Oxford.

Wells JC. 2012. A critical appraisal of the predictive adaptive response hypothesis. International Journal of Epidemiology 41(1):229-235.

Whitman WB, Coleman DC, and Wiebe WJ. 1998. Prokaryotes: the unseen majority. Proc Natl Acad Sci U S A 95(12):6578-6583.

Williams GC. 1957. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. Evolution 11:398-411.

Williams GC, and Nesse RM. 1991. The dawn of Darwinian medicine. Quarterly Review of Biology 66(1):1-22.

Woods KA, Camacho-HÃ¼bner C, Savage MO, and Clark AJL. 1996. Intrauterine Growth Retardation and Postnatal Growth Failure Associated with Deletion of the Insulin-Like Growth Factor I Gene. New England Journal of Medicine 335(18):1363-1367.

Wu HJ, and Wu E. 2012. The role of gut microbiota in immune homeostasis and autoimmunity. Gut Microbes 3(1):4-14.

Young PJ, Saxena MK, and Beasley RW. 2011. Fever and antipyresis in infection. Med J Aust 195(8):458-459.

AUTORE (A)S Y EDITORE(A)S.

Víctor Acuña Alonzo
Escuela Nacional de Antropología e Historia (ENAH). victor_acuna@inah.gob.mx

Claudia M. Aranda.
Jefa del Área de Antropología Biológica del Museo Etnográfico J. B. Ambrosetti (Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires, Argentina). arandaclau@gmail.com.

Nicolás A. Araneda Hinrichs
Antropólogo Físico, PhD. Universidad de Concepción. Los Olmos, 1151 (Depto. 204), Concepción, Chile. +56976670950. naranedah@udec.cl; niko.ah@gmail.com

Ana Carolina Arcanjo da Silva
Estudiante de Pos-Grado - Doutorado em Biologia Animal - Universidade de Brasilia. a.arcanjo@gmail.com.

Bárbara Arias Toledo
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina. barbaraarias@gmail.com

Juan Pablo Atencio
CONICET. Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata. División de antropología del Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata. Correo electrónico: jp6.atencio@gmail.com.

Juan Manuel Bajo
Profesor e investigador en la Cátedra de Antropología de la Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba. juanmabajo@gmail.com.ar.

Rafael Bisso-Machado
Rafael Bisso-Machado, es biólogo, con Maestría y Doctorado en Genética por la Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil. rafaelbmachado@gmail.com.

Gabriel A. Bollini
Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata. Correo electrónico: gabrielbollini@gmail.com.

Maria Cátira Bortolini
Profesora asociada del Departamento de Genética de la Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Tiene Maestría y Doctorado en genética. maria.bortolini@ufrgs.br.

Meggan Bullock
PhD. en Antropología, Docente e investigadora - Escuela Nacional de Antropología e Historia. megganbullock@gmail.com

Bibiana Cadena.
MSc. en Antropología, Estudiante de Doctorado en Antropología Física – Escuela Nacional de Antropología e Historia. mariel725@gmail.com

Francisco Raúl Carnese
Director de la Sección de Antropología Biológica del Instituto de Ciencias Antropológicas, Universidad de Buenos Aires. frcarnese@yahoo.com.ar.

Sonia Colantonio.
Profesora Titular de Antropología. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba en Argentina. Investigador Principal del CONICET. scolanto@efn.uncor.edu.

Cristina B. Dejean
Profesora Adjunta e Investigadora de de la Universidad de Buenos Aires. Docente en la licenciatura en Ciencias Biológicas de la Universidad Maimónides dejeancr@gmail.com

Gustavo Flensborg.
Investigador asistente del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas UE INCUAPA-CONICET-UNICEN. gflensbo@soc.unicen.edu.ar.

Andrés Felipe García
Candidato a Magister en Antropología por la Universidad de Antioquia (Medellín, Colombia). Profesor de Antropología Biológica de la Universidad de Antioquia. rotonda37@gmail.com.

Rolando González-José
Director Centro Nacional Patagónico-CONICET Puerto Madryn Argentina Tel +54 (0)280 488-3184 / 488-3185 (int. 1219). rolando@cenpat-conicet.gob.ar

Antonio González-Martín.
Universidad Complutense de Madrid. C/ José Antonio Novais, 2. 28040 Madrid. antonio@ucm.es

Patricia Olga Hernández Espinoza.
Adscrita al Centro INAH Sonora, como investigadora en la Sección de Antropología. Vive en la ciudad de Hermosillo, Sonora, México. patriciaolga.hernndezespinoza@gmail.com.

Martín Kowalewski
Investigador del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas en Argentina. Director de la Estación Biológica Corrientes. martinkow@gmail.com.

Francisco Luna Gómez
Profesor Titular de Universidad. Dpto. Zoología y Antropología Física. Universidad Complutense de Madrid. C/ José Antonio Novais, 2. 28040 Madrid. pacoluna@bio.ucm.es.

Leandro Hernán Luna
Investigador Adjunto CONICET. Museo Etnográfico J. B. Ambrosetti. Moreno 350 (1091). Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. lunaranda@gmail.com

Lorena Madrigal Díaz
Profesora de Antropología Biológica. University of South Florida. USA. Electa "Fellow" de la AAAS. madrigal@usf.edu.

Alberto A. Makinistian
Profesor Titular Ordinario de la cátedra de Paleoantropología y Evolución en la Facultad de Humanidades y Artes de la Universidad Nacional de Rosario, Argentina. amakinistian@citynet.net.ar

Axayacatl Medina
Ingeniero Biotecnólogo, candidato a Magíster en Antropología Física – Escuela Nacional de Antropología e Historia. axa106@hotmail.com

Samantha Negrete.
Antropóloga Física, candidata a Magíster en Antropología Física – Escuela Nacional de Antropología e Historia. : vhehk1989@gmail.com

Felipe Martínez Latrach
Profesor Asistente e investigador en la Pontificia Universidad Católica de Chile. Doctorado en la University of Cambridge. felipemartinezlatrach@gmail.com

Germán Manríquez
Departamento de Antropología, y Centro de Análisis Cuantitativo en Antropología Dental, Facultad de Odontología. Universidad de Chile. gmanriquezs@odontologia.uchile.cl.

Nazanin Mohtadi
Volunteer Research Assistant. Maternal Child Health Laboratory. Faculty of Health Sciences - Simon Fraser University. Canada.

Pablo A. Nepomnaschy
Associate Professor. Director of the Maternal Child Health Laboratory. Faculty of Health Sciences - Simon Fraser University. Canada. pablo_nepomnaschy@sfu.ca.

Alejandra Núñez de la Mora
Instituto de Investigaciones Psicológicas. Universidad Veracruzana. Av. Dr. Luis Castelazo Ayala s/n. Col. Industrial Ánimas. C.P. 91190 Xalapa, Veracruz. MÉXICO. anunezdlm@gmail.com.

Luciana Oklander
Investigadora del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas en Argentina. Instituto de Biología Subtropical (IBS-CONICET), Misiones, Argentina. lulaok@gmail.com

Georgina Pacheco Revilla.
Sección de Patología Forense, Departamento de Medicina Legal, Organismo de Investigación Judicial, Costa Rica. gpachecor@Poder-Judicial.go.cr

Silviene Fabiana de Oliveira
Prof. Associado III. Departamento de Genética e Morfologia, Universidade de Brasília, ICC Sul, Campus Universitário, CEP 70, 910–900 Brasília, DF, Brazil. silviene.oliveira@gmail.com.

Virginia Ramallo
Antropóloga, con Doctorado en Ciencias Naturales. Investigadora asistente en el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina. ramallo@cenpat-conicet.gob.ar.

Javier Rosique Gracia
Biólogo y Doctor en Antropología Física por la Universidad del País Vasco. Departamento de Antropología de la Universidad de Antioquia. javier.rosiqueg@udea.edu.co.

Francisco Rothhammer
Instituto de Alta Investigación, Universidad de Tarapacá, Facultad de Medicina, Universidad de Chile y Centro de Investigaciones del Hombre en el Desierto, Chile. frothham@med.uchile.cl.

Francisco Mauro Salzano
Francisco Mauro Salzano es profesor titular del Departamento de Genética de la Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Doctor en Ciencias Biológicas. francisco.salzano@ufrgs.br.

Mónica Sans.
Departamento de Antropología Biológica, Facultad de Humanidades y Ciencias de la Educación, Universidad de la República, Magallanes 1577, 11200 Montevideo, Uruguay. mbsans@gmail.com

Caio Cesar Silva de Cerqueria
Centro Nacional Patagónico, Grupo de Investigación en Biología Evolutiva Humana. Puerto Madryn - Chubut/ Argentina. : splicinginminds@gmail.com

Jorge A. Suby.
Miembro del INCUAPA-CONICET y de la Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. jasuby@conicet.gov.ar.

Marcelo Tejedor
Investigador, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Profesor Adjunto, Universidad Nacional de la Patagonia. Centro Nacional Patagónico. tejedor@cenpat-conicet.gob.ar

Bernardo Urbani
Investigador asociado del Centro de Antropología del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas en Caracas. burbani@illinois.edu

Claudia R. Valeggia
Department of Anthropology. Yale University. 10 Sachem St. New Haven CT 06511, USA
claudia.valeggia@yale.edu